

ISBN 85-297-0011-2

ISSN 0100-9443



Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – EMBRAPA  
Vinculada ao Ministério da Agricultura e Reforma Agrária – MARA  
Centro Nacional de Pesquisa de Gado de Corte – CNPGC  
Campo Grande, MS



## **CONSUMO VOLUNTÁRIO: FATORES RELACIONADOS COM A DEGRADAÇÃO E PASSAGEM DA FORRAGEM PELO RÚMEN**

Luiz Roberto Lopes S. Thiago  
Margaret Gill

Campo Grande, MS  
1990

**ISBN 85-297-0011-2**

**ISSN 0100-9443**



**Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária-EMBRAPA**  
**Vinculada ao Ministério da Agricultura e Reforma Agrária**  
**Centro Nacional de Pesquisa de Gado de Corte-CNPGC**  
**Campo Grande, MS**

**CONSUMO VOLUNTÁRIO: FATORES RELACIONADOS  
COM A DEGRADAÇÃO E PASSAGEM DA  
FORRAGEM PELO RÚMEN**

**Luiz Roberto Lopes S.Thiago**  
**Margaret Gill**

**Campo Grande, MS**  
**1990**



**EMBRAPA-CNPGC. Documentos, 43**

Exemplares desta publicação podem ser solicitadas ao  
CNPGC

Rodovia BR 262, km 4

Telefone: (067) 763-1030

Telex: (067) 2153

Caixa Postal 154

CEP 79080 Campo Grande, MS

**Tiragem:** 1.000 exemplares

**COMITÉ DE PUBLICAÇÕES**

Ana Maria Sastre Sacco

Cacilda Borges do Valle

Cesar Heraclides Behling Miranda

Ecila Carolina Nunes Zampieri Lima - Editoração

Fernando Paim Costa

Kepler Euclides Filho

Maria Antonia U.Cintra de Oliveira Santos - Normalização

Michael Robin Honer - Presidente

Renato Garcia Leoni

**Datilografia:** Alice Sueko Kakazu Miyahira

Edma Tereza de Oliveira

**Desenho:** Paulo Roberto Duarte Paes

**Criação/capa:** Renato Garcia Leoni

THIAGO, L.R.L.de S. & GILL, M. Consumo voluntário: fatores relacionados com a degradação e passagem da forragem pelo rúmen. Campo Grande, EMBRAPA-CNPGC, 1990. 65p. (EMBRAPA-CNPGC. Documentos, 43).

1. Bovino - Silagem - Consumo. 2. Bovino - Ruminação - Fisiologia. I. Gill, M. II. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Centro Nacional de Pesquisa de Gado de Corte, Campo Grande, MS. III. Título. IV. Série.

CDD 636.085

© EMBRAPA 1990

## AGRADECIMENTOS

O autor gostaria de expressar seu agradecimento à Dr<sup>a</sup> Valéria Pacheco Batista Euclides por suas sugestões e críticas durante a tradução do presente trabalho.



## SUMÁRIO

	Pág.
1 INTRODUÇÃO .....	7
2 DIGESTÃO A NÍVEL DE RÚMEN .....	9
2.1 Características químicas e físicas das forrageiras .....	9
2.1.1 Constituintes da parede celular .....	9
2.1.2 Lignina .....	11
2.1.3 Composição botânica .....	12
2.1.4 Gramíneas tropicais versus temperadas .....	13
2.1.5 Gramíneas versus leguminosas .....	14
2.1.6 Feno versus silagem .....	15
2.2 Degradação física .....	19
2.2.1 Mastigação .....	19
2.2.2 Degradação da forragem .....	21
2.2.3 Passagem .....	22
2.3 Fermentação microbiana .....	24
2.3.1 Tipos de células .....	24
2.3.2 Fixação bacteriana .....	25
2.3.3 Degradação bacteriana .....	26
2.4 Efeito do suplemento energético na degradação das forragens .....	27
2.4.1 Digestão da parede celular .....	27
3 DINÂMICA DA PASSAGEM .....	29
3.1 Comportamento da partícula no rúmen .....	29
3.1.1 Movimento das partículas no rúmen .....	29
3.1.2 Superfície flutuante do rúmen ("Raft") ....	30
3.2 Motilidade do rúmen .....	31
3.2.1 Movimento do rúmen .....	32
3.3 Interpretação matemática do processo de passagem .....	33
3.3.1 Indicadores .....	34
3.3.2 Estimativa da taxa de passagem .....	35
4 CONCLUSÕES .....	46
5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	47



**CONSUMO VOLUNTÁRIO: FATORES RELACIONADOS  
COM A DEGRADAÇÃO E PASSAGEM DA  
FORRAGEM PELO RÚMEN<sup>1</sup>**

Luiz Roberto Lopes S. Thiago<sup>2</sup>  
Margaret Gill<sup>3</sup>

## **1 INTRODUÇÃO**

A habilidade em degradar os carboidratos estruturais das plantas em substâncias utilizáveis e a concomitante fixação do nitrogênio não protéico em células microbianas colocam os ruminantes numa posição única dentro dos sistemas de produção animal, e fazem deles uma área muito valiosa para pesquisa em todo o mundo. O objetivo desta pesquisa é maximizar a eficiência de produção dos ruminantes.

Por definição, apetite é o desejo por comida, o qual pode ser geral ou específico, e saciedade tem o sentido contrário, isto é, o desejo para não comer. O termo mais comumente usado para descrever o limite máximo do apetite é o consumo voluntário, obtido quando o alimento é oferecido ad libitum. O consumo voluntário constitui-se no mais importante fator que, isoladamente, afeta a

---

<sup>1</sup>Parte da tese apresentada pelo autor ao "Graduate Council of the Reading University" para obtenção do título de Ph.D.

<sup>2</sup>Eng.-Agr., Ph.D., CREA Nº 852/D-Visto 1522/MS, EMBRAPA-Centro Nacional de Pesquisa de Gado de Corte (CNPGC), Caixa Postal 154, CEP 79001 Campo Grande, MS.

<sup>3</sup>Agrônoma, Ph.D., Institute for Grassland and Animal Production. Hurley, Maidenhead, Berks., SL6 5LR, Inglaterra.



produção animal (Moore & Mott 1973). Variações no consumo resultam de uma interação complexa, a qual inclui a dieta (composição química e estruturas anatômicas), a microflora ruminal (proporções de bactérias, protozoas e outros microorganismos) e o animal (idade, tamanho, raça, sexo, nível de produção e estado fisiológico).

Com forragens de baixa taxa inicial de digestão, a distensão ruminal parece ser o fator mais importante limitando o consumo (ocorrendo antes que as necessidades energéticas do animal sejam atendidas), mas com forragens de alta taxa inicial de digestão (por exemplo, leguminosas ou silagens), o consumo parece estar mais relacionado com a liberação de nutrientes no rúmen, ao invés do simples efeito físico de distensão ruminal.

O efeito isolado ou integrado destes fatores físico e fisiológico, que controlam o consumo voluntário em ruminantes, já foi discutido (Thiago prelo). Neste trabalho são abordadas duas áreas principais relativas ao consumo: 1) aquela relacionada com algumas propriedades químicas e físicas da forragem e seus efeitos na degradação e fermentação microbiana [incluindo três tópicos de estudos: características químicas e físicas das forragens (as limitações inerentes da planta); degradação física (o papel da mastigação na redução do tamanho de partículas); e a fermentação microbiana (auxiliando ambas redução do tamanho de partícula e digestão)] e 2) aquela relacionada à cinética da passagem, incluindo o movimento de partículas no rúmen, motilidade do rúmen (a força propulsiva das paredes do rúmen e retículo agindo sobre essas partículas); e finalmente, a interpretação matemática da passagem destas partículas através do trato digestivo.

## 2 DIGESTÃO A NÍVEL DE RÚMEN

### 2.1 Características químicas e físicas das forragens

A digestibilidade aparente de uma dieta consiste na diferença percentual entre a quantidade de alimento consumido e as fezes produzidas (Blaxter et al. 1956). Isto significa que a digestibilidade é dependente do espaço de tempo que uma partícula permanece dentro do trato digestivo para hidrólise e, conseqüentemente, tanto as taxas de digestão como passagem (tempo de retenção) têm sido mostradas estarem relacionadas com o consumo voluntário (Campling & Freer 1966, Robles et al. 1981, Poppi et al. 1981a,b, Thornton & Minson 1972, Baumgardt 1970). Mais especificamente, estas duas taxas estão melhor relacionadas com os constituintes da parede celular (CPC) da forragem, visto que o seu conteúdo celular é rapidamente fermentado no rúmen e, portanto, não ocupa espaço por muito tempo (Soest 1967).

Considerando que os CPC, além de serem influenciados pelo meio ambiente, diferem entre as espécies forrageiras e dentro das partes anatômicas constituintes da planta, estes tópicos são discutidos em subseções.

#### 2.1.1 Constituintes da parede celular

Os CPC das forragens, definidos quimicamente pelo método da solução do detergente neutro de Soest & Wine (1967), são considerados de grande importância nas avaliações nutricionais das forragens, por duas razões principais: 1) compreendem a maior fração da matéria seca da planta; 2) constituem a fração da planta menos digerida no trato digestivo e a mais lentamente digerida a nível de rúmen. Conseqüentemente, o consumo voluntário tem mostrado ser altamente correlacionado ( $r = -76$  e  $r = -83$ ) com CPC (Mertens 1973, Osbourn et al. 1974, respectivamente).

A parede celular não é uma entidade homogênea, muito pelo contrário, ela consiste numa mistura heterogênea de células com paredes de constituição química bastante

diferente (Gordon et al. 1985) de tal forma que células com conteúdo de parede celular similares podem apresentar degradabilidades diferentes (Chesson et al. 1985). Variações na degradabilidade resultam na preferência da bactéria por diferentes tipos de tecidos da planta, como mostrado por Akin et al. (1974). Estes autores observaram que os tecidos do parênquima e floema apresentaram digestão rápida, os feixes vasculares e as células epidérmicas foram de digestão lenta, enquanto que a cutícula mostrou-se resistente à degradação.

É possível que diferenças na degradação de paredes celulares estejam relacionadas às ligações químicas e físicas que unem seus três componentes principais: celulose, hemicelulose e lignina (Bailey 1973). A hemicelulose, por exemplo, parece estar mais intimamente associada à lignina do que a celulose (Soest 1967, Wilman et al. 1977) e isto, possivelmente, tenha contribuído para a observação de Sullivan (1966) de uma menor digestibilidade da hemicelulose, quando comparada com a celulose. Esta maior associação da hemicelulose com a lignina talvez também seja responsável pela queda mais rápida da taxa de digestão da hemicelulose do que celulose com o avanço da maturidade da planta (Morrison 1979).

A digestibilidade isoladamente parece ser um processo ineficiente na redução da característica volumosa das forragens. Soest (1975) sugeriu que a remoção de até 70% do peso da forragem não altera necessariamente o volume efetivo de sua estrutura celular. Este autor descreve o efeito volumoso da parede celular através da "teoria do hotel", isto é, a eliminação das paredes internas de um hotel, ou dos tijolos que a compõem, não diminuem o volume ocupado, desde que a estrutura da construção permaneça. Desta forma, enquanto, por um lado, a propriedade da parede celular de ocupar espaço não é reflexo da massa ou peso de suas respectivas paredes, por outro, a necessidade da mastigação torna-se mais aparente. De fato, a mastigação tem sido relacionada com o teor de CPC da dieta (Welch & Smith 1969) e a

habilidade do alimento em estimular a mastigação tem sido caracterizada pelo índice de fibrosidade da forragem (Balch 1971). Este assunto é discutido posteriormente (seção 2.2).

### 2.1.2 Lignina

É amplamente reconhecido que a lignina é o mais importante componente isolado da planta, responsável pela redução da digestão da parede celular, mas sua composição química e sua ligação com os carboidratos da planta não estão muito claras (Soest 1982). Portanto, os mecanismos por meio dos quais a lignina limita a digestibilidade das pastagens não são inteiramente compreendidos. Por exemplo, Soest & Moore (1966) mostraram um estreito relacionamento entre a concentração da lignina na parede celular de gramíneas e leguminosas e a digestibilidade da fibra detergente neutro ( $r = -0,90$ ) ou fibra detergente ácido ( $r = -0,95$ ). Em contraste, nenhuma relação significativa foi achada por Moir (1971) entre a parede celular digestível e lignina, expressa tanto em termos de concentração na parede celular como na fibra detergente ácida, com gramíneas ou leguminosas. Posteriormente, Moir (1972) sugeriu que técnicas de laboratório pudessem ter contribuído, em parte, para as diferenças encontradas entre o seu trabalho (Moir 1971) e o de Soest & Moore (1966), mas definitivamente este não foi o único fator responsável. Um outro ponto conflitante está relacionado ao efeito físico da lignina cobrindo a celulose e protegendo-a do ataque dos microorganismos do rúmen, como mostrado por Dehority & Johnson (1961) e conhecido como "Teoria da Incrustação" (Soest & McQueen 1973). A remoção desta barreira por métodos físicos ou químicos tem se mostrado eficiente no aumento da taxa e extensão da digestão da matéria seca (Pigden & Bender 1972). Entretanto, o mecanismo de atuação desta barreira, em prevenir a degradação celular pelas bactérias do rúmen, não parece ser inteiramente físico, como sugerido por Chesson (1982) e Hartley (1982), baseados na observação de Richards (1976) de que a lignina inibe a digestão pela

prevenção da adesão física da bactéria à parede celular. A degradação das grossas paredes das células dos feixes vasculares, por exemplo, tem mostrado ocorrer somente após a adesão da bactéria (Latham et al. 1978).

### 2.1.3 Composição botânica

O teor de lignina aumenta regularmente durante o período de crescimento da planta (Kamstra et al. 1958) e este aumento está relacionado às mudanças nas proporções das partes anatômicas da planta com seu crescimento (relação haste-folha) e ao teor de lignina dentro de cada componente da planta (Pigden 1953). Por exemplo, as hastes que possuem uma maior proporção de feixes vasculares e esclerênquima em relação ao parênquima (Schenk & Elliott 1971) apresentarão conseqüentemente, maiores valores de lignina do que as folhas e, portanto, um maior potencial para reduzir o consumo com o avanço da idade da planta (Laredo & Minson 1973). O menor consumo da fração de hastes de gramíneas, em relação à fração de folhas, foi associado ao maior tempo de retenção da haste no rúmen e, conseqüentemente, à sua menor "taxa de passagem" para fora do rúmen, mas não com a digestibilidade (Poppi et al. 1981a,b). Poppi et al. (1981c), dando continuidade às investigações sobre fatores que controlam o consumo de folhas e hastes de gramíneas, observaram que tanto bovinos como ovinos foram mais eficientes na redução da proporção de partículas grandes em dietas compostas de folhas do que naquelas compostas de hastes. Esta observação concorda com os resultados de Laredo & Minson (1973), mostrando que menos energia foi necessária para moer 1 g de amostra de folha do que 1 g de haste (234 e 411 J/g, respectivamente) e esta energia foi significativamente correlacionada com o consumo. Estes resultados sugerem que diferenças entre o consumo de folhas e hastes deveriam ser reduzidas, quando ambas frações sofressem um processo de moagem. Isto, entretanto, não ficou caracterizado no trabalho de Laredo & Minson (1975), quando ambas folhas e hastes, após moagem e peletização, apresentaram um aumento no consumo,



o qual por sua vez, foi associado com uma redução no tempo de retenção aparente no rúmen. É possível que este achado esteja relacionado ao tamanho da peneira utilizada por estes autores (3 mm), considerando que este tamanho de peneira, aparentemente, não foi capaz de eliminar totalmente as limitações físicas que afetam o consumo da haste (Laredo 1974). Do trabalho de Laredo & Minson (1975) foi possível, portanto, concluir que diferenças no tempo de retenção de folhas e hastes foram devidas às características físicas da dieta ao invés da sua composição química per se.

#### 2.1.4 Gramíneas tropicais versus temperadas

O principal efeito do ambiente na composição da forragem é o aumento do teor da parede celular. Diversos dados publicados, relativos à composição química de gramíneas tropicais e temperadas, foram compilados por Moore & Mott (1973) e eles observaram que, em geral, o teor de CPC de gramíneas tropicais era maior (variando de 45 a 85%) do que o de gramíneas temperadas (variando de 34 a 78%). Este efeito foi observado experimentalmente por Deinum & Dirven (1975), quando os crescimentos de *Lolium perenne* e *Festuca arundinacea* foram comparados com os de *Axonopus compressus* e *Brachiaria ruziziensis*, usando casa de vegetação com controle de temperatura. Estes autores não apenas observaram maior CPC para as gramíneas tropicais, mas verificaram também que a queda na digestibilidade da parede celular com a idade ocorria a uma maior taxa, sob temperaturas mais elevadas, sendo maior o efeito para a *B. ruziziensis*. Em um estudo anterior, Deinum et al. (1968) mostraram que a intensidade de luz tende a aumentar o teor de carboidratos solúveis, enquanto que o aumento de temperatura favorece a conversão destes carboidratos em matéria estrutural. Estes mesmos autores, usando análises de regressão múltipla, acharam apenas um pequeno efeito positivo da intensidade da luz sobre a digestibilidade da matéria seca in vivo, mas um grande efeito negativo foi obtido quando a temperatura foi relacionada com a digestibilidade.



Minson & McLeod (1970) fizeram a distribuição gráfica de um grande número de dados, selecionados ao acaso, de digestibilidade in vivo de gramíneas tropicais e temperadas, e a média geral mostrou que as gramíneas tropicais apresentaram uma digestibilidade inferior à das gramíneas temperadas em 12,8 unidades percentuais. Esta baixa digestibilidade das gramíneas tropicais está condicionada, principalmente, à lignificação dos feixes vasculares e esclerênquima, segundo observações de Deinum (1976).

A temperatura ambiente talvez não influencie as leguminosas da mesma forma que as gramíneas. Resultados obtidos por Minson & McLeod (1970) mostraram que **Macroptilium atropurpureum** cv. Siratro e **Trifolium repens**, cultivadas em ambiente com temperatura controlada, apresentaram digestibilidades similares tanto no inverno quanto no verão.

#### 2.1.5 Gramíneas versus leguminosas

As gramíneas contêm mais carboidrato estrutural nas folhas do que as leguminosas e o resultado, em termos de valor nutritivo, é que o declínio na qualidade durante o processo de envelhecimento é observado para as folhas das gramíneas mas não para as das leguminosas (Soest 1982). Estudos sobre a composição dos CPC entre gramíneas e leguminosa (alfafa) foram feitos por Sullivan (1966). Este autor observou que a alfafa apresentou uma larga variação entre os coeficientes de correlação da lignina com a digestibilidade da hemicelulose e celulose ( $r = -83$  e  $r = -57$ , respectivamente), enquanto que para as gramíneas, esta diferença praticamente não existiu. Isto quer dizer que, no caso das gramíneas, a presença da lignina afetou tanto a digestibilidade da hemicelulose como da celulose, portanto foi mais abrangente, enquanto que com a alfafa seu efeito concentrou-se apenas sobre a fração da hemicelulose. De fato, o trabalho de Brazle & Harbers (1977), mostrou que a deposição da lignina em leguminosas é mais concentrada a determinados tecidos da planta, enquanto que em gramíneas, a lignina apresenta-se

difusa entre a maioria dos tecidos. Portanto, é de se esperar diferenças no padrão de digestão entre estas duas famílias de forrageiras. Por exemplo, as leguminosas, geralmente, apresentam uma rápida taxa inicial de digestão e um potencial mais baixo de digestão do que as gramíneas (Thiago 1979, Aitchison et al. 1986a). Também variações no consumo entre leguminosas e gramíneas têm sido observadas e, usualmente, o consumo das leguminosas é maior do que o das gramíneas, mesmo quando ambas possuem o mesmo valor de digestibilidade (Minson 1982). Isto significa que o relacionamento entre o consumo de gramíneas e leguminosas com a digestibilidade é baixo, como foi observado por Milford & Minson (1966).

O maior consumo de leguminosas quando comparado com gramíneas (28%), observado por Thornton & Minson (1973), foi atribuído ao menor tempo de retenção no rúmen e melhor compactação da leguminosa. Mais recentemente, Moseley & Jones (1984) mostraram que o azevém foi mais resistente à redução do tamanho de partículas do que o trevo, o que dá suporte às observações de Minson (1982) de que a destruição da estrutura física pela moagem tende a remover diferenças no consumo entre leguminosas e gramíneas.

#### 2.1.6 Feno versus silagem

A conservação por desidratação ou ensilagem, usualmente, influencia a composição química do produto final, especialmente no caso da silagem (McDonald & Edwards 1976), com as maiores mudanças ocorrendo nas frações dos carboidratos solúveis e proteína. Estas mudanças são caracterizadas no feno por perdas, devido à oxidação dos carboidratos solúveis e redução enzimática da proteína (Sullivan 1973), enquanto que na silagem ocorre uma conversão dos carboidratos solúveis e proteína a ácidos orgânicos e nitrogênio não-protéico, respectivamente (McDonald & Edwards 1976). Como resultado do efeito do método de conservação no produto final, a silagem é freqüentemente consumida em menor quantidade do

que a correspondente planta seca (Murdoch & Rook 1963, Campling 1966b) ou verde (Demarquilly 1973) de digestibilidade similar.

As razões para o menor consumo da silagem frente a outras dietas forrageiras, não estão definidas até o momento, visto a enorme diversidade de fatores envolvidos no controle do consumo. Por exemplo, Harris & Raymond (1963), aplicando análises de regressão múltipla a um grande número de dados relativos à silagem, acharam uma correlação negativa do seu consumo com os teores de umidade, amônia e ácido butírico. Similarmente, Wilkins et al. (1971) também acharam correlações negativas entre o consumo da silagem com teores de amônia e ácido acético. Em ambos estudos, nenhuma correlação significativa foi observada entre o consumo voluntário e a digestibilidade, embora perdas de MS determinadas in vitro mostraram significância quando correlacionados com o consumo de diversas silagens de milho (Jones et al. 1980). É possível que esta diferença em resultados esteja relacionada ao alto teor de MS das silagens utilizadas por Jones et al. (1980), que variou de 33,7% a 62,3%, enquanto a faixa de MS das silagens utilizadas por Harris & Raymond (1963) e Wilkins et al. (1971) variaram apenas de 20% a 30%.

Comparações diretas entre mecanismos que controlam o consumo do feno e da silagem, resultantes da mesma forragem cortada no mesmo dia, são escassas na literatura. Um destes poucos trabalhos foi realizado por Campling (1966a), utilizando vacas alimentadas com silagem (21% de MS) ou feno de azevém, em uma única refeição de 5 horas de duração. Este autor observou que as vacas alimentadas com silagem pararam de comer bem antes que a quantidade da digesta no rúmen se igualasse àquela observada em animais consumindo feno. Isto sugere que o enchimento do rúmen talvez seja um fator primário que controla o consumo do feno, mas não o da silagem. Algum fator fisiológico relacionado aos produtos de fermentação no silo (Clancy et al. 1977) ou à alta taxa fracional de digestão da matéria seca (Gasa et al. 1987)

parece ser o principal mecanismo que controla o consumo das silagens. Isto, aparentemente, ficou refletido nos trabalhos citados anteriormente de Harris & Raymond (1963), Wilkins et al. (1971, 1978), quando foi observada uma ausência de relacionamento entre o consumo de silagem e sua digestibilidade. Entretanto, apesar desta evidência do efeito fisiológico associado com a redução no consumo da silagem, nenhum componente químico desta, individualmente, mostrou estar primariamente associado ao consumo. Thomas et al. (1961), por exemplo, observaram depressão no consumo de feno por novilhas, quando efluente de silagem foi colocado diretamente no rúmen, mas não quando ácidos acético, propiônico e butírico foram similarmente colocados neste órgão. As quantidades dos ácidos aproximaram àquelas existentes em 6,8 kg de MS da silagem consumida pelas novilhas. O efeito da infusão de extrato de silagem no rúmen de ovinos foi também investigado por Clancy et al. (1977). Estes autores observaram que ambos os sucos extraídos da silagem de alfafa, tratada ou não com formaldeído, inibiram o consumo de feno de alfafa picado, por um período variando de 1,5 a 9 horas de duração, sendo que este efeito foi mais severo na infusão de suco extraído da silagem não tratada. Novamente, nenhum efeito foi observado quando quantidades similares de sucos sintéticos foram colocados no rúmen, sugerindo a possível presença de algum inibidor químico não identificado na silagem.

Uma diminuição na motilidade do rúmen foi observada por Clancy et al. (1977), quando suco da silagem não tratada com formaldeído foi introduzido no rúmen de ovinos. Estes autores sugeriram que isto poderia estar associado com uma diminuição da taxa de passagem e conseqüentemente redução no consumo, devido ao efeito da distensão ruminal.

As silagens, geralmente, contêm níveis relativamente altos de materiais osmoticamente ativos, os quais poderiam afetar o consumo voluntário. Bergen (1972), baseado nos resultados de Ternouth (1967), sugeriu que a pressão osmótica do rúmen deve atingir pelo menos 400



mOs/kg para ter algum efeito na redução do consumo. Este valor de pressão osmótica não foi observado no rúmen de ovinos consumindo silagem ou rações secas, mas somente após a infusão de sais orgânicos, o que fez este autor concluir que a pressão osmótica no rúmen aparentemente não seria um fator importante no controle do consumo de forragens.

Buchanan-Smith & Phillip (1986) introduziram no rúmen de ovinos soluções isoosmóticas de sais, ácidos orgânicos ou extrato de silagem de alfafa, com ou sem adição de ácidos ou produtos da degradação da proteína, encontrados na silagem. Eles observaram que os constituintes solúveis na silagem inibiram o consumo até 8 horas após a alimentação, mas nenhum destes constituintes isoladamente foi responsável por este efeito. Portanto, foi concluído que a inibição do consumo foi um efeito resultante da combinação dos vários constituintes da silagem, incluindo ambos os ácidos e os compostos nitrogenados (Buchanan-Smith & Phillip 1986). Um maior suporte para esta conclusão talvez seja dado pela existência de interações que ocorrem entre componentes individuais da silagem com o consumo, como por exemplo: 1) o efeito depressivo do ácido láctico no consumo da silagem foi reduzido pela adição de farinha de peixe à mesma (Thomas et al. 1980); 2) a depressão ao consumo de feno, devido à infusão ruminal do acetato, foi reduzida pela adição de citrato (Bhattacharya & Warner 1968). Desta forma, como sugerido por Gill et al. (1987), o efeito combinado dos constituintes da silagem sobre o consumo não é simplesmente aditivo, mas depende de sua completa digestão no rúmen e posterior metabolismo pelos tecidos. Portanto, talvez possa concluir-se, que a composição química das forragens junto suas características físicas, determinam, pelo menos em parte, o consumo dos nutrientes. Entretanto, o efeito causador ainda não está inteiramente compreendido. Por exemplo, por que forragens de mesma digestibilidade podem ser consumidas em níveis diferentes?

## 2.2 Degradação física

Como a digestão dos CPC, talvez, não resulte em imediata redução do volume ocupado pelas partículas da digesta no rúmen (Soest 1975), o alívio da distensão ruminal é, em grande parte, consequência da fragmentação e passagem da forragem para fora do rúmen (Mertens & Ely 1979). A redução do tamanho de partícula é dependente das características intrínsecas de cada forragem, e de mudanças que ocorrem em função da maturação. Este processo é considerado ser, principalmente, o resultado de uma ação física (mastigação), ao invés da fermentação microbiana (Ulyatt 1982). Conseqüentemente, a resistência das forragens à fragmentação tem sido caracterizada pela: 1) duração da mastigação por unidade de consumo (Ulyatt et al. 1986, Aitchison et al. 1986a); 2) resistência à fragmentação física (Troelsen & Bigsby 1964); 3) necessidade energética para moagem (Chenost 1966); e 4) resistência à ruptura das folhas (Evans 1964). Alguns destes aspectos são discutidos a seguir.

### 2.2.1 Mastigação

As características físicas de uma planta forrageira são dependentes: 1) da composição dos CPC - por exemplo, a celulose fornece força de tensão à fibra, mas é flexível, enquanto que a lignina proporciona rigidez e inflexibilidade (Soest 1982); 2) do seu estágio de maturidade - por exemplo, o envelhecimento da parede celular das células constituintes dos diversos tecidos da planta envolve o aumento de sua espessura e concomitante lignificação (Van Der Aar, citado por Demment & Soest 1984). Conseqüentemente, à medida que a forragem torna-se mais fibrosa, o tempo gasto com a mastigação (consumo e ruminação) tende a aumentar (Hogan & Weston 1969, Osbourn et al. 1972). De acordo com Ulyatt (1982), a mastigação durante o consumo é um método muito eficiente de fragmentação das forragens e, aproximadamente, 50% da MS do alimento é reduzida para um tamanho menor do que 1 mm durante este processo, embora grandes diferenças entre dietas tenham sido observadas (Ulyatt et al. 1986). Por



outro lado, a mastigação durante a ruminação é também um processo muito eficiente na redução de partículas e é responsável por, aproximadamente, 85% das reduções das partículas grandes (retidas em peneiras de 3,35 mm) que passaram para o rúmen (Kennedy 1985).

Em geral, o tempo gasto pelos ruminantes mastigando, durante o processo de ruminação, alcança um máximo de, aproximadamente, 10 horas por dia (Dulphy et al. 1980). Entretanto, a frequência de mastigação durante este processo varia entre as espécies animais (Ulyatt et al. 1986). Estes autores observaram que os ovinos apresentaram maior frequência de mastigação que os bovinos, tanto durante o consumo (125-150 versus 72-81 bocadas/min.) quanto durante a ruminação (80-100 versus 40-60 bocadas/min.). De fato, Poppi et al. (1981c) mostraram que a eficiência da mastigação durante o consumo para ovinos, avaliada como a percentagem da MS reduzida para partículas menores do que 1,18 mm, foi de 22%, enquanto que para bovinos, este valor alcançou apenas 18%. Esta maior frequência de mastigação, observada para ovinos, quando comparada com bovinos, talvez seja uma forma de compensação frente a diferença em tamanho corporal entre estas duas espécies. O volume de material ingerido é proporcional ao tamanho corporal (Demment & Soest 1984) e, portanto, talvez era de se esperar uma maior eficiência do processo de redução do tamanho de partícula em ovinos, influenciando num menor tempo de retenção e, conseqüentemente, aumentando a capacidade de ingestão de nutrientes. Entretanto, quando o produto líquido do processo de mastigação é expresso em termos de peso metabólico (Welch 1982), ovinos adultos conseguiram ruminar somente 15 g dos CPC/kg  $PV^{0,75}$ , enquanto que vacas ruminaram até 40 g dos CPC/kg  $PV^{0,75}$ . Estas informações, aliadas à observação de Dulphy et al. (1980) de que aparentemente existe um tempo fixo dedicado à ruminação, talvez nos permita sugerir que aqueles ruminantes menos capazes, tais como os ovinos, deveriam depender, para uma produção eficiente, de forragens de

melhor qualidade que os bovinos. De acordo com Welch (1982), os caprinos poderiam ser uma exceção a esta regra.

Pond et al. (1984) enfatizaram o papel da mastigação não apenas na redução do tamanho de partículas, mas também na ruptura das barreiras naturais, tais como a cutícula e os elementos vasculares, expondo mais superfícies potencialmente digestíveis para a adesão das bactérias e posterior digestão.

### 2.2.2 Degradação da forragem

Crampton (1957) sugeriu que as diferentes formas de degradação da parede celular entre as espécies forrageiras, talvez seja o resultado dos diferentes padrões de distribuição da lignina. Estudos citológicos mostram que os tecidos vasculares em talos de alfafa são altamente lignificados e contêm quase que a totalidade da lignina da planta (Brazle & Harbens 1977). Em contraste, uma lignificação menos intensa e mais difusa foi observada em gramíneas por Johnston & Waite (1965). Isto se reflete na maior taxa de degradação "in situ" e menor extensão da digestão das leguminosas, comparadas às gramíneas (Thiago 1979), e largas diferenças no tamanho e forma das partículas resultantes do processo de mastigação (Troelsen & Campbell 1968, Ulyatt & Reid 1982). De acordo com Moseley (1981), a característica de maior destaque na degradação dos tecidos entre as gramíneas e leguminosas é que as gramíneas produzem estruturas longas, finas ou filiformes, enquanto que nas leguminosas, as formas são mais compactas e irregulares sem eixos dominantes. As partículas longas e filiformes das gramíneas devem oferecer maior resistência à passagem do que as formas mais cúbicas e esféricas produzidas pelas leguminosas, uma vez que suas pontas devem encontrar o orifício retículo-omasal para sua passagem. Este fato foi associado com o maior tempo de retenção e menor consumo voluntário das gramíneas quando comparadas com as leguminosas (Troelsen & Campbell 1968).

### 2.2.3 Passagem

A passagem de partículas pelo rúmen tem sido associada ao conceito de um tamanho crítico. Ensaaios de alimentação animal indicam que, para ovinos, este tamanho crítico é cerca de 1 mm (Poppi et al. 1980, Úden & Soest 1982, Ulyatt et al. 1976), enquanto que para bovinos, tem sido sugerido valores 1,5 a 2,0 vezes maiores (Ulyatt et al. 1986). Portanto, se realmente existe um tamanho crítico controlando a passagem, a taxa de redução em tamanho das partículas da forragem, talvez seja o fator dominante que regula a taxa de saída dos resíduos alimentares para fora do rúmen. Isto, aparentemente, é confirmado pelo aumento na taxa de passagem, que ocorre após a moagem e peletização das forragens (Minson 1963) ou pelo maior tempo de retenção no rúmen de ovinos, observado após a contenção da ruminação pelo uso de focinheira (Pearce & Moir 1964). Este mecanismo tem sido utilizado para explicar o menor tempo de retenção de alimentos menos resistentes à fragmentação e conseqüentemente maior consumo das leguminosas do que gramíneas (Moseley & Jones 1984) ou das folhas do que talos (Laredo & Minson 1973).

Entretanto, o conceito do tamanho crítico de partícula para passagem vai de encontro ao fato de que, durante grande parte do dia, uma grande proporção da digesta encontrada no rúmen é constituída de partículas menores que 1 mm, tanto em bovinos (Leibholz 1984) como em ovinos (Moseley & Jones 1984) alimentados com forragens picadas. Além disso, observações endoscópicas do orifício do retículo-omasal sugerem que partículas de até 10 mm de tamanho podem sair do rúmen sem qualquer resistência (McBride et al. 1984). Um caso mais extremo, seria quando forragens moídas e peletizadas são oferecidas aos animais. Nesta situação, praticamente toda a digesta do rúmen consiste de partículas menores do que 1 mm, portanto passíveis de deixar o rúmen. Portanto, até hoje, ainda não está definido se o mecanismo de redução do tamanho de partícula ou de passagem é o principal passo limitando a taxa de saída de material do rúmen.

Observação recente de Aitchison et al. (1986a) sobre a variação diurna na passagem da digesta pelo rúmen (uma menor taxa ao fim da alimentação seguida de um aumento durante a metade final do ciclo alimentar) sugere que a importância da redução do tamanho das partículas sobre o mecanismo da passagem da digesta pelo rúmen, talvez se alternem durante o dia. Existe alguma indicação de que estas mudanças talvez estejam associadas com variações na motilidade ruminal<sup>4</sup>.

Um outro fator associado com a passagem de partículas pelo rúmen é a sua densidade (King & Moore 1957). Por exemplo, desBordes & Welch (1984) mostraram que partículas de gravidade específica 0,90 a 0,96 saíram lentamente do rúmen; as de gravidade específica intermediária (1,17 a 1,42) saíram mais rapidamente; e as partículas mais densas (1,77 a 2,14) foram as mais lentas e mostraram poucos sinais de mastigação. Resultados de pesquisa têm mostrado que a densidade específica de uma partícula é uma função do seu tamanho (Hooper & Welch 1985a) e das condições ambientais do rúmen, tais como, a composição iônica, pH e osmolaridade (Hooper & Welch 1985b).

Em resumo, parece que a simples redução das partículas em tamanho não explica claramente o mecanismo de saída da digesta para fora do rúmen. Entretanto, existe alguma evidência mostrando que um possível fator limitando este mecanismo, seria a passagem de partículas iguais ou menores que 1 mm de comprimento. Infelizmente, até o momento, os conhecimentos dos mecanismos envolvidos na passagem destas partículas pelo rúmen são escassos.

---

<sup>4</sup>John Sisson, comunicação pessoal.

## 2.3 Fermentação microbiana

As características físicas dos tecidos fibrosos e seu arranjo estrutural dentro das partes botânicas de uma planta determinarão a sua fragmentação inicial durante o processo de mastigação (Pond et al. 1987) e subsequente degradação pelos microorganismos do rúmen (Hanna et al. 1973). Nesta seção discute-se, brevemente, alguns aspectos relativos aos tipos de células constituintes dos diferentes tecidos da planta e o modo de degradação destes tecidos pelos microorganismos do rúmen.

### 2.3.1 Tipos de células

As células das plantas são delimitadas por um invólucro visível chamado parede celular, cujo principal componente é a celulose (Soest 1982), presente na forma de uma malha estrutural denominada microfibrilas (Ray 1963). Estas microfibrilas podem estar organizadas de forma regular ou irregular, e os espaços entre elas podem ser preenchidos com lignina, suberina, cutina etc. (Fahn 1974), cujas concentrações e distribuição influirão no processo de degradação da parede celular. Portanto, a resistência das paredes celulares à degradação microbiana não está somente relacionada à concentração dos agentes inibidores da digestão (detectados quimicamente), mas também à sua forma de distribuição, o que talvez explique a existência de um melhor relacionamento do consumo voluntário com o teor do CPC do que com a digestibilidade (Soest 1976). Este fato possivelmente esteja associado à enorme heterogeneidade das células constituintes dos diversos tecidos de uma forragem, resultando, conseqüentemente, numa diversificada variação nas taxas (Akin 1979) e extensão (Hanna et al. 1973) de degradação destes tecidos. Por exemplo, Hanna et al. (1973) observaram que os microorganismos do rúmen degradaram, em primeiro lugar, o parênquima, seguido do floema, células da epiderme e feixes vasculares. Por outro lado, a cutícula, que cobre a epiderme, e os tecidos lignificados dos feixes vasculares (xilema) não sofreram qualquer



degradação, mesmo após 72 horas de fermentação in vitro (Akin et al. 1974). Por isto, a digestibilidade in vivo tem sido mostrada estar mais proximamente relacionada com a digestibilidade in vitro do que com qualquer determinação química da parede celular (Soest 1976).

### 2.3.2 Fixação bacteriana

A fixação das bactérias do rúmen à parede celular das plantas antes da sua degradação parece ocorrer mediante uma densa matriz extracelular que adere firmemente a bactéria à célula. Esta matriz extracelular, denominada "glycocalyx" por Soest (1982), consiste de filamentos externos que podem moldar-se à superfície do substrato. De acordo com este autor, tecidos de mais fácil degradação resultam em superfícies de mais rápido desaparecimento e maior presença de substratos fermentáveis no rúmen, o que vem favorecer maior degradação através de secreções enzimáticas extracelulares da bactéria, do que pela necessidade de sua fixação prévia às células constituintes dos diversos tecidos da planta. Isto foi demonstrado por Akin & Amos (1975) usando microscópio eletrônico. Estes pesquisadores observaram que com os tecidos mais digestíveis (parênquima e floema), a degradação ocorreu sem a necessidade da fixação das bactérias às células, mas a degradação dos tecidos menos digestíveis (xilema e células epidermais) somente ocorreu após a completa fixação da bactéria. Segundo estes autores, estas diferenças na disponibilidade de tecidos potencialmente digestíveis, e conseqüentemente diferentes taxas de degradação bacteriana, poderiam ajudar a explicar os diferentes padrões da digestão observados entre e dentro de cada forragem, isto é, o tempo necessário para o início da digestão, a taxa de digestão e a máxima extensão da digestão (Mertens 1977).



### 2.3.3 Degradação bacteriana

O processo de redução do tamanho de partícula das forragens, o qual ocorre durante a mastigação, talvez seja tão importante para a digestão como é a ação de amassamento e trituração, que também ocorrem durante a mastigação (Pond et al. 1984). Este último processo não necessariamente reduz as partículas em tamanho, mas é muito efetivo na quebra das barreiras naturais que protegem a parede celular, resultando na exposição de uma diversidade de tipos de tecidos para a ação bacteriana. Latham et al. (1978) mostraram que a habilidade do **Ruminococcus flavefaciens** em fixar-se e digerir a parede celular podia ser seriamente retardada pela falta de superfícies danificadas. **R. flavefaciens** é normalmente a bactéria celulolítica mais numerosa isolada do rúmen dos bovinos (Hungate 1966).

Como já visto anteriormente, os tecidos das plantas forrageiras são constituídos por muitos tipos de células de diferentes degradabilidades. Considerando que as análises de laboratório envolvem o uso de amostras moídas e constituídas da planta integral, isto é, uma mistura de tecidos com células de diferentes degradabilidades, os estudos citológicos possivelmente permitirão uma melhor visão do mecanismo de degradação celular do que a simples quantificação dos seus constituintes. Desta forma, é possível que químicos, possam contribuir, levando, conseqüentemente, a uma compreensão mais clara da base química das diferenças em digestibilidade.

Para uma informação mais detalhada sobre a variabilidade e estabilidade da flora e fauna do rúmen e metabolismo microbiano, bem como, sobre aspectos da degradação microbiana da parede celular no rúmen e ceco sugere-se a leitura dos trabalhos de Hobson (1963), Prins (1976) e Akin (1979).

## 2.4 Efeito do suplemento energético na degradação das forragens

A baixa taxa de digestão juntamente com a natureza volumosa dos CPC são fatores que limitam o consumo de energia digestível em ruminantes alimentados com forragens (Soest 1975). Portanto, a fim de satisfazer a demanda energética de ruminantes produtivos, uma fonte de energia mais concentrada e digestível é freqüentemente adicionada à dieta. Entretanto, o nível de suplementação de dietas para ruminantes, constituída de forragem oferecida ad libitum, tem suas limitações. Por exemplo, em relação ao consumo total de MS, 10% de concentrado normalmente é consumido adicionalmente, enquanto que níveis mais altos tenderão a provocar a substituição do consumo de MS da forragem pela do concentrado (Campling & Murdoch 1966). Nos casos extremos de níveis de suplementação (até 80% do total consumo de MS) problemas de ordem metabólica e de saúde podem surgir (Miller & O'Dell 1969).

Têm havido inúmeros simpósios e estudos de revisão relacionados com estes aspectos da suplementação concentrada (Miller & O'Dell 1969, Hardison 1959, Huffman 1961). O propósito desta seção é somente fazer um breve comentário sobre o efeito dos alimentos concentrados sobre a digestibilidade dos CPC das forrageiras.

### 2.4.1 Digestão da parede celular

O efeito depressivo dos concentrados no consumo dos CPC é bastante conhecido (Kane et al. 1959, Hoover 1986) e manifesta-se, principalmente, através da redução da digestibilidade da parede celular com o concomitante aumento do tempo de retenção da forragem no trato intestinal e tempo de ruminação (Campling 1966a, Úden 1984). Este último autor ainda observou que a maior parte da depressão na digestibilidade da parede celular, tanto com feno como com silagem, foi consequência da baixa digestibilidade da hemicelulose, sendo este efeito maior para o feno.

Dependendo da qualidade da forragem, maior ou menor proporção da fração dos CPC não digerida no rúmen, consequência da suplementação com concentrados, pode ocorrer após o rúmen, principalmente no ceco (Franklin et al. 1981). Isto, em parte, talvez explique a falta do efeito concentrado na digestibilidade total dos CPC, observada por alguns autores (Aitchison et al. 1986b), embora um aumento no "lag time" e um retardamento na saída dos CPC para fora do rúmen, tenha sido observado. Isto refletiu na distensão ruminal de tal forma que os animais, suplementados ou não com amido, apresentaram um mesmo volume de MS do rúmen medido 10, 15 e 24 horas após a alimentação (Aitchison et al. 1986b). Porém, quando medido 5 horas após a alimentação, os ovinos suplementados apresentaram maior quantidade de MS no rúmen que os não suplementados.

Fatores relacionados com o decréscimo da digestibilidade dos CPC, devido à suplementação concentrada, provavelmente estão associados com as interações que ocorrem entre o concentrado e o tipo de forragem (Kane et al. 1959). Por exemplo, Vinet et al. (1980) mostraram que níveis crescentes de concentrados reduziram a digestibilidade dos CPC de feno de gramínea cortada em estado avançado de crescimento, mas não de feno cortado em sua fase inicial. Uma possível razão para estas interações entre planta e concentrado talvez esteja relacionada à crescente demanda por nutrientes essenciais no rúmen, tais como o nitrogênio (el-Shazly et al. 1961), devido à rápida proliferação dos microorganismos digestores do amido (Slyter 1976). Este fato talvez explique o pequeno efeito de certos níveis de amido sobre a digestão da silagem (Úden 1984) ou feno de alfafa (Burroughs et al. 1949).

### 3 DINÂMICA DA PASSAGEM

A saída do rúmen da fração indigerível da forragem, depende de dois processos que se interagem: a redução em tamanho das partículas e a passagem. Entretanto, não existe consenso se o fator limitante no consumo da forragem é a taxa de redução em tamanho das partículas ou a taxa de passagem de partículas pequenas através do orifício retículo-omasal.

A redução em tamanho das partículas é um processo resultante da mastigação (durante o consumo e ruminação), da fermentação microbiana e da detritação, sendo que alguns destes aspectos já foram discutidos em seções prévias. Nesta seção serão discutidos o movimento das partículas no rúmen, a força propulsiva das paredes do rúmen e retículo agindo sobre estas partículas e, finalmente, a interpretação matemática de sua passagem através do trato digestivo.

#### 3.1 Comportamento da partícula no rúmen

De acordo com Reid (1984), a seleção de partículas para passagem pelo rúmen é provável que seja realizada pela combinação de três fatores: 1) dinâmica das contrações do retículo; 2) mudanças que ocorrem na membrana que reveste o retículo durante as contrações e 3) presença de partículas apropriadas junto ao orifício retículo-omasal. Esta seção discute alguns aspectos relacionados ao terceiro fator.

##### 3.1.1 Movimento das partículas no rúmen

O movimento da partícula no ambiente ruminal é uma consequência de sua forma, tamanho, densidade e viscosidade (Campling & Freer 1962, Evans et al. 1973, Moseley 1981, Welch 1986), de forma que partículas pesadas tendem a depositar-se no saco ventral do rúmen, enquanto partículas leves flutuam e constituem o que é chamado de "raft" (superfície flutuante do rúmen). Evans et al. (1973) mostraram uma variação, de acordo com o

local de amostragem, na densidade e tamanho das partículas constituintes da digesta ruminal de vacas; sendo que, partículas de amostras da área dorsal do rúmen foram maiores e mais leves do que aquelas oriundas da área ventral. Estes pesquisadores também observaram que a distribuição da densidade no rúmen variou com o tempo da amostragem após a alimentação. Isto resulta da troca de gases internos da partícula por líquidos (o que contribui para aumentar sua gravidade específica) que por sua vez, é uma função da taxa de fermentação e tamanho das partículas (Hooper & Welch 1985a). Desta forma, grandes partículas possuem inicialmente baixa densidade, a qual, dependendo do tempo de permanência no rúmen, pode ser mantida ou reduzida ainda mais em função de sua capacidade em reter gases de fermentação. Por outro lado, pequenas partículas, as quais possuem poucas estruturas capazes de segurar os gases de fermentação, terão sua flutuação limitada (Sutherland 1988).

### 3.1.2 Superfície flutuante do rúmen ("Raft")

A importância da camada superficial do rúmen pelo seu efeito em segurar partículas de diversos tamanhos e, conseqüentemente, em reduzir sua taxa de saída do rúmen, foi mostrado por Sutherland (1988). Este pesquisador também mostrou que o "raft" no rúmen de ovinos alimentados com alfafa era constituído quase que inteiramente de talos, sendo que das poucas folhas encontradas nesta camada, apenas 20% tinham densidade abaixo daquela observada neste meio, demonstrando portanto, a menor capacidade das folhas, em relação aos talos, de reter gases.

Considerando as diferenças, apontadas por Moseley (1981), no tamanho e forma das partículas de azevém e trevo, produzidas durante o processo de fermentação, partículas derivadas de gramíneas talvez tenham um maior potencial para apreensão de gases, do que aquelas derivadas de leguminosas. Assim, é possível que nas primeiras horas após a alimentação a proporção da digesta



ruminal constituindo o "raft" seja maior para as gramíneas do que para as leguminosas. Se isto for verdade, o maior consumo normalmente observado para as leguminosas, quando comparado com as gramíneas, talvez possa ser parcialmente explicado pelo menor "raft" no rúmen dos animais alimentados com as leguminosas, resultando numa maior taxa de passagem. Entretanto, é bom ter em mente que a presença do "raft" é também uma necessidade para a manutenção normal das funções do rúmen, através da estimulação tátil da parede ruminal. Por exemplo, a ausência do "raft" devido à moagem e peletização da dieta ou uso de alto percentual de concentrado reduz a ruminação e, conseqüentemente, a secreção salivar (Ash & Kay 1959) e isto, por sua vez, ocasiona queda do pH ruminal e uma possível redução da atividade celulolítica (Mould & Ørskov 1984). Também, segundo Mertens et al. (1984), a presença do "raft" no rúmen é importante para controlar a saída de microorganismos de crescimento mais lento, tais como as bactérias celulolíticas e protozoas, bem como de partículas pequenas ainda não digeridas.

### 3.2 Motilidade do rúmen

Os movimentos de contração e relaxamento das paredes musculares e pilares do rúmen contribuem para manter a natureza contínua do processo de fermentação. Segundo Reid (1963), isto ocorre principalmente devido à contribuição destes movimentos em: 1) dispersar o bolo alimentar ingerido; 2) misturar a saliva com o digesta, promovendo um equilíbrio eficiente do pH ruminal; 3) ajudar a inocular o alimento ingerido com os microorganismos; 4) assistir na fragmentação das partículas do alimento e 5) facilitar a remoção dos produtos da digestão.

Dois tipos de movimentos foram identificados por este mesmo autor: uma contração primária que envolve tanto o retículo quanto o rúmen, conhecida como seqüência "A" e uma contração secundária, que envolve somente o rúmen,

chamada de seqüência "B". Estes movimentos foram descritos em detalhes por Wyburn (1980) e os fatores controlando a motilidade ruminal foram discutidos por Grovum (1986). Desta forma, esta seção se restringe apenas a um breve relato sobre o assunto.

### 3.2.1 Movimento do rúmen

Tem sido sugerido que a passagem das frações líquidas e sólida da digesta do rúmen para o omaso ocorre somente durante a seqüência de contração "A" do rúmen (Freer et al. 1962, Bost 1970), embora não exista evidência mostrando que a passagem não ocorra durante outras ocasiões (Ulyatt 1982). Já a seqüência "B" está normalmente associada com a eructação de produtos gasosos da fermentação.

O padrão cíclico das atividades do rúmen tem sido estudado com base em métodos capazes de registrar as contrações de determinadas áreas do rúmen, tais como a exteriorização do rúmen (Reid 1963), a colocação dentro do rúmen de balões (Balch et al. 1951) ou a implantação na superfície do rúmen de eletrodos (Waghorn & Reid 1977). Avanços mais recentes na tecnologia da radiografia deram um novo impulso nesta área (Wyburn 1980). Assim, Wyburn (1984), baseado em observações radiológicas dos ciclos do rúmen, sugeriu que estes movimentos eram o resultado de ondas migratórias de contração e não de contrações seqüenciais de cada região ou compartimento.

A freqüência das contrações ruminais variam de acordo com o comportamento do animal (comendo, ruminando ou descansando) e também em resposta ao tipo da dieta e nível de consumo (Freer et al. 1962, Reid 1963, Waghorn & Reid 1983), embora tendendo ser relativamente constante dentro do dia (Ulyatt 1982). A maior variação na motilidade do rúmen é devida ao aumento das contrações durante o consumo (Freer et al. 1962, Reid 1977, 1983). Portanto, a taxa de remoção do rúmen da fibra indigerível (fibra detergente neutro) tem sido mostrada ser maior durante as primeiras cinco horas, após a alimentação

(dieta oferecida uma vez ao dia), do que em qualquer outro tempo do ciclo alimentar (Aitchison et al. 1986a). Estes autores também observaram uma redução na taxa de saída do rúmen da fibra indigerível entre cinco e 10 horas após a alimentação, sendo posteriormente, sucedida por um outro aumento nesta taxa durante a segunda metade do ciclo alimentar. Este último aumento na taxa de passagem de fibra indigerível para fora do rúmen, coincidiu, por sua vez, com o período de maior ruminação dos animais (Aitchison et al. 1986a). Um padrão similar do fluxo diurno da digesta através do duodeno foi também observado por Phillips & Dyck (1964).

Além do comportamento animal, a dieta parece também alterar a seqüência de contrações do rúmen. Por exemplo, dietas que necessitam de menos tempo de mastigação, tais como forragens peletizadas ou concentrados, parecem estimular a seqüência de contração "A" durante o consumo, segundo Waghorn & Reid (1983). Estes autores mostraram que quando ovinos eram alimentados com alfafa na forma picada ou moída e peletizada, o número da contração "A" durante o consumo foi maior para a alfafa moída, sendo 1,6 e 2,1 vezes por minuto, respectivamente. Um padrão similar em bovinos consumindo concentrados e feno foi também observado por Freer & Campling (1965). Aparentemente, o efeito da alimentação sobre a motilidade do rúmen tende a variar entre as espécies animais, sendo que a resposta para ovinos é consistentemente maior que para bovinos (Waghorn & Reid 1977, 1983). Variações na motilidade do rúmen têm sido também observadas dentro de espécie animal (McLeay et al. 1982). Estudos com vacas gêmeas idênticas sugerem a possibilidade de uma base genética para estas diferenças (Johns et al. 1958).

### **3.3 Interpretação matemática do processo de passagem**

Warner (1981) sugeriu três aspectos do movimento da digesta pelo trato digestivo: 1) velocidade (mm/seg), que tem sido estudada, principalmente, em conjunção com trabalhos sobre motilidade, e aplicada somente ao fluxo tubular; 2) taxa de fluxo (l/h ou kg/h), que tem sido



extensivamente usada para determinar a quantidade de material digerido e/ou transformado (por exemplo, em massa microbiana) dentro do trato digestivo e absorvido ou secretado dentro de segmentos do trato digestivo e 3) taxa de passagem ( $h^{-1}$ ) ou o recíproco desta taxa ( $h$ ), que é uma medida do período de tempo que porções individuais de partículas são retidas no trato digestivo e expostas aos diferentes processos da digestão. A medida mais comum e, geralmente aplicável, da taxa de passagem é o tempo de retenção e a medida mais útil deste é o tempo de retenção médio (TRM), que é uma função das taxas de passagem pelo rúmen (taxa lenta) e pós-rúmen (taxa rápida) e do tempo necessário para o primeiro aparecimento do indicador nas fezes (tempo de trânsito).

Esta seção discute aspectos metodológicos e matemáticos relacionados com a estimativa das taxas de passagem da digesta através do trato alimentar dos ruminantes. Os aspectos relacionados aos fatores que influenciam a passagem foram discutidos anteriormente.

### 3.3.1 Indicadores

A taxa de passagem é medida fornecendo-se ao animal, usualmente junto com o alimento, uma substância identificável e indigerível denominada indicador, e subsequente determinação, em função do tempo após inserção, de sua concentração em amostras coletadas em diferentes segmentos do trato digestivo ou nas fezes. Os indicadores usados na avaliação dos alimentos podem ser agrupados em quatro categorias: 1) aqueles que ocorrem naturalmente nos alimentos (indicadores internos), tais como lignina (Paloheimo & Makëla 1952), cromogênios (Reid et al. 1950), celulose potencialmente indigerível (Penning & Johnson 1983a) e fibra detergente ácido indigerível (Penning & Johnson 1983b); 2) aqueles que permanecem em solução através do trato intestinal (indicadores externos solúveis), tais como: polietileno glicol (PEG) (Ulyatt 1964), complexo de crômio com ácido etilenodiamino tetracético (Cr-EDTA) (Downes & McDonald

1964) e complexo cobalto EDTA (Co-EDTA) (Úden et al. 1980); 3) aqueles que originalmente estão em solução e subsequëntemente ligam-se aos alimentos fisicamente, tais como os corantes (Balch 1950), ou quimicamente, o qual inclui elementos de transição, como o crômio (Úden et al. 1980), ou elementos químicos raros, como o itérbio (Ellis 1968); 4) indicadores sólidos, que podem constituir partículas inertes, tais como o plástico (Campling & Freer 1962).

Um indicador para ser ideal, segundo Faichney (1975), deveria possuir as seguintes características: 1) ser estritamente não absorvível; 2) não afetar nem ser afetado enquanto no trato digestivo; 3) ser fisicamente similar ou intimamente associado com o material a ser marcado e 4) seus métodos de análise em amostras da digesta ou fezes devem ser específicos e sensíveis, além de não interferirem em outras análises. As características de um grande número de indicadores e sua utilidade nos estudos de avaliação dos alimentos foram revisadas por Kotb & Luckey (1972). Eles concluíram que nenhum dos inúmeros indicadores listados foram completamente satisfatórios. À mesma conclusão chegaram Úden et al. (1980), estudando alguns dos indicadores mais comumente usados. Estes autores ainda acrescentaram que os indicadores associados à fração sólida são geralmente menos satisfatórios do que aqueles associados à fração líquida, devido, principalmente, aos problemas relacionados com a migração do indicador. Este último aspecto foi também observado por Combs et al. (1983).

### 3.3.2 Estimativa da taxa de passagem

Um método baseado no fornecimento de material colorido e, sua subsequente recuperação nas fezes, coletada a intervalos de tempo específicos, foi usado no início da década de trinta para se medir a taxa de passagem do alimento (Lenkeit 1930, 1932, citado por Castle 1956).

Este mesmo método foi mais tarde aperfeiçoado por Balch (1950) para produzir curvas de excreção, baseadas na quantificação de partículas coloridas em amostras, coletadas a intervalos de tempo específicos após a inserção e expressas como o percentual do total de partículas excretadas ao fim do período de coleta (Fig. 1).

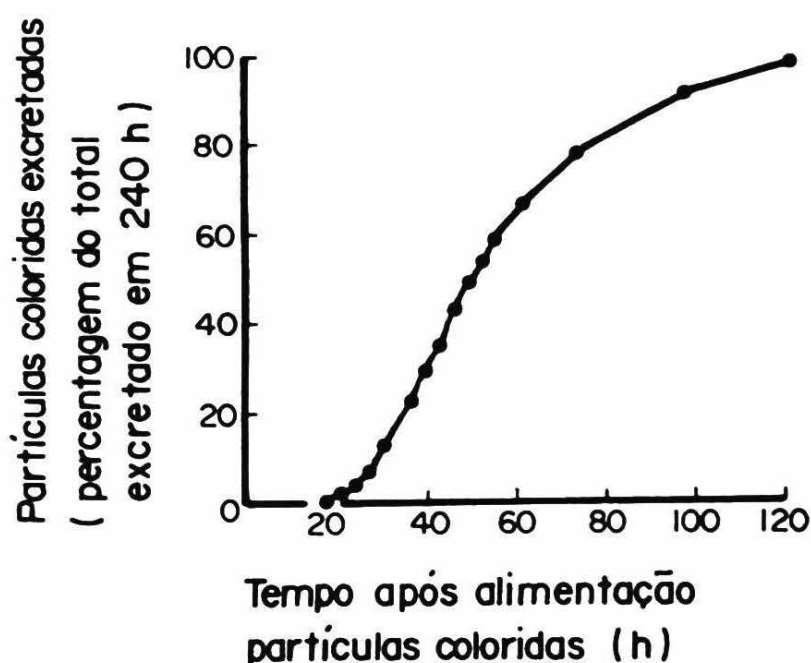


FIG. 1. Percentual cumulativo de excreção de partículas coloridas de feno, em relação ao total excretado após 240 horas de sua inserção (Balch 1950).

Segundo Balch (1950), a interpretação desta curva indica que o tempo necessário para ocorrer 5% de excreção das partículas coloridas representaria o tempo necessário para o alimento passar através do omaso, abomaso e intestinos; enquanto que o intervalo de tempo entre 5 e 80% de excreção destas partículas expressaria o TRM do alimento no rúmen.

Entretanto, segundo Ellis & Huston (1967), este método talvez produza valores insatisfatórios do TRM, visto que o seu cálculo depende do tamanho de abertura da peneira, usada para a lavagem das fezes (necessária para contagem das partículas), e também da capacidade limitada de distinguir e contar partículas extremamente pequenas.

Baseado neste mesmo método, Castle (1956) estimou o TRM de partículas coloridas no trato digestivo de caprinos, o qual ela denominou de valor "R" (Fig. 2).

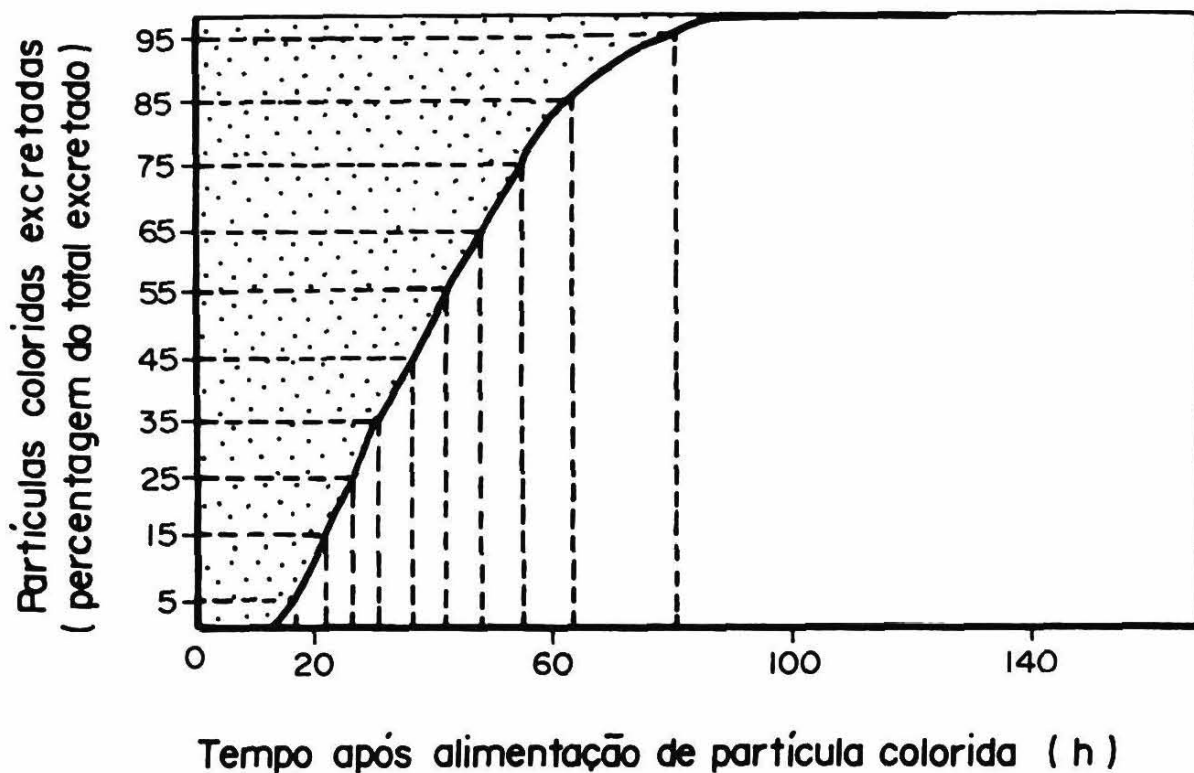


FIG. 2. Curva de excreção de partículas coloridas indigeridas de feno, ilustrando o método de cálculo do valor "R" (Castle 1956).

Esta pesquisadora estimou "R" adicionando os tempos de excreção das partículas, a cada 10 unidades percentuais, entre 5 e 95%, de acordo com o gráfico representado na Figura 2, e dividindo esta soma por dez.

Mais tarde, Coombe & Kay (1965) estimaram o valor "R" usando a seguinte equação:

$$R = \frac{\sum (M.T)}{\sum M}$$

onde, T = período de tempo entre a dosagem e excreção do indicador nas fezes e M = quantidade total do indicador coletado durante este mesmo período. De acordo com estes pesquisadores, o TRM calculado desta forma deveria ser muito próximo do valor "R" estimado por Castle (1956).

Numa tentativa de eliminar variações em "R", devido a flutuações na produção de fezes, Coombe & Kay (1965) sugeriram uma segunda equação, qual seja:

$$R = \frac{\sum (M.F)}{\sum M}$$

onde, F = produção acumulada de fezes expressa em termos de matéria seca.

Blaxter et al. (1956) e Brandt & Thacker (1958) foram os primeiros a mostrar que a curva de excreção fecal podia ser descrita matematicamente como sendo a soma de dois componentes exponenciais e de um tempo de retardamento. O modelo do fluxo da digesta, proposto por Blaxter et al. (1956), consiste de três compartimentos, conforme o seguinte diagrama:



onde,  $X_1$ ,  $X_2$  e  $X_3$  = quantidades de uma unidade do indicador no rúmen, abomaso e fezes, respectivamente, durante um determinado período de tempo (horas). Quando  $t = 0$ ,  $X_1 = 1$ , isto é, o indicador encontra-se todo no primeiro compartimento; quando  $t \rightarrow \infty$ ,  $X_1 \rightarrow 0$  e  $X_3 \rightarrow 1$ .  $K_1$  e  $K_2$  = taxas constantes (por hora); a constante  $\delta$  (horas) = tempo de retardamento do alimento no trato digestivo. Este modelo foi expresso por três equações diferenciais:

$$\frac{dX_1}{dt} = -K_1 X_1(t)$$

$$\frac{dX_2}{dt} = K_1 X_1(t) - K_2 X_2(t)$$

$$\frac{dX_3}{dt} = 0 \quad , \quad 0 \leq t < \delta$$

ou

$$\frac{dX_3}{dt} = K_2 X_2(t-\delta), \quad t \geq \delta$$

que se resolvidas analiticamente para  $K_1 \neq K_2$ , descrevem a taxa na qual uma única refeição passa através do trato digestivo [maiores detalhes ver France et al. (1985)]:

$$\frac{dX_3}{dt} = K_1 K_2 \left[ \frac{e^{-K_1(t-\delta)}}{(K_2-K_1)} + \frac{e^{-K_2(t-\delta)}}{(K_1-K_2)} \right], \quad t \geq \delta$$



Blaxter et al. (1956) enfatizaram o fato de que uma simples equação com três constantes ( $K_1$ ,  $K_2$  e  $\delta$ ) pode, acuradamente, descrever a excreção de partículas coloridas, através do trato digestivo, e intuitivamente sugeriram que  $K_1$  (a maior taxa constante) e  $\delta$ , talvez representassem eventos ocorrendo no rúmen.

Grovum & Williams (1973), usando um modelo similar ao de Blaxter et al. (1956) para descrever curvas de excreção fecal de indicadores associados às frações líquida e sólida da digesta de ovinos, sugeriram uma interpretação biológica para  $K_1$ ,  $K_2$  e  $\delta$ . De acordo com estes pesquisadores,  $K_1$  (taxa constante lenta) estaria associada com a remoção do indicador do rúmen, enquanto que  $K_2$  (taxa constante rápida) estaria associada com a remoção do indicador do ceco/cólon proximal. Estes achados foram o inverso daqueles embutidos nas equações de Blaxter et al. (1956), embora de acordo com a sugestão intuitiva de que  $K_1$  estaria operando no rúmen. A equação usada por Grovum & Williams (1973) era:

$$y = 0, \quad t < TT$$

$$y = A e^{-K_1(t-TT)} - A e^{-K_2(t-TT)}, \quad t > TT$$

onde,  $y$  e  $A$  = quantidades ajustadas do indicador na matéria seca fecal;  $K_1$  e  $K_2$  = taxas constantes;  $TT$  = tempo calculado entre a dosagem e a primeira aparição do indicador nas fezes e  $t$  = tempo da amostragem. A descrição gráfica de  $K_1$ ,  $K_2$ ,  $A$  e  $TT$  estão ilustradas na Fig. 3.

Subseqüentemente, Grovum & Williams (1977) compararam valores de taxas constantes de passagem medidas diretamente (usando uma técnica de abate) ou indiretamente (analisando curvas de concentração do indicador) e concluíram que a interpretação biológica de  $K_1$ ,  $K_2$  e  $TT$ , dada anteriormente por eles (Grovum & Williams 1973), estava correta.

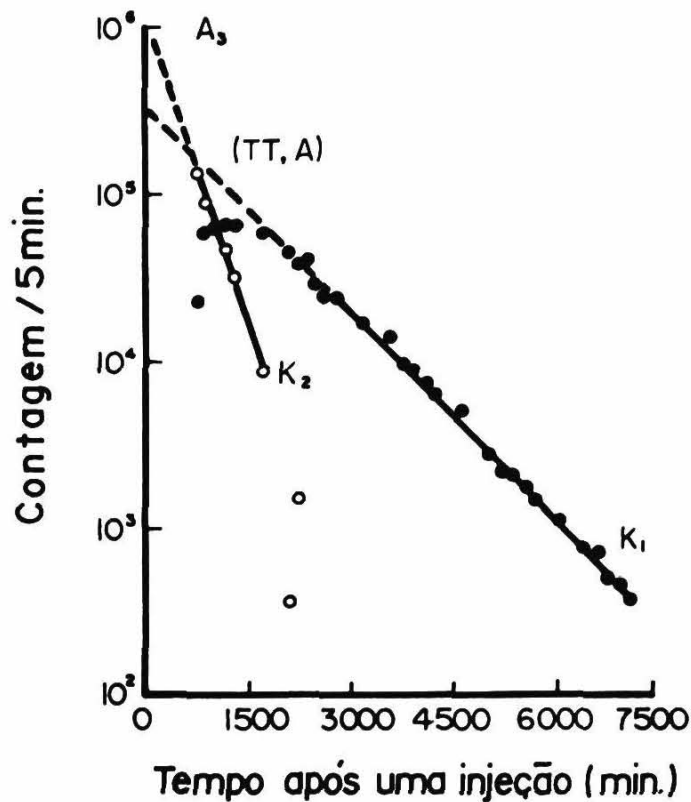
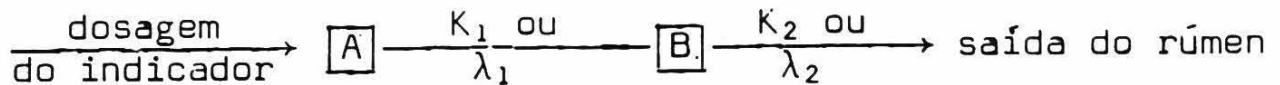


FIG. 3. Representação gráfica da análise da curva de um indicador nas fezes (Grofum & Williams 1973).

Hungate (1966) propôs o conceito da existência no rúmen de dois reservatórios de ruminação (ambos com suas respectivas taxas constantes de transferência), o primeiro constituído de partículas grandes e o segundo de partículas pequenas. Esta sugestão, associada à observação de uma mistura lenta das partículas grandes no rúmen, levou Ellis et al. (1979) a concluir que ambas as taxas constantes  $K_1$  e  $K_2$  estavam associadas a processos ocorrendo no rúmen e não no rúmen e ceco/cólon proximal, respectivamente, como sugerido por Blaxter et al. (1956) e Grofum & Williams (1973, 1977).

A representação gráfica e matemática do modelo de Ellis et al. (1979) consiste:

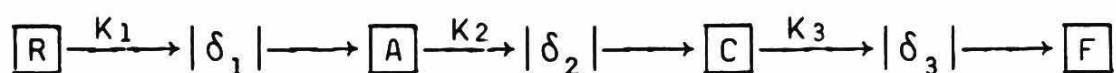


$$Y = Co.e^{-\lambda_1(t-\delta)} \left[ \left( \frac{\lambda_1^2(t-\delta)}{\lambda_2 - \lambda_1} \right) - \left( \frac{\lambda_1^2}{(\lambda_2 - \lambda_1)^2} \right) \right] + e^{-\lambda_2(t-\delta)} \left( \frac{\lambda_1}{\lambda_2 - \lambda_1} \right)^2$$

onde,  $Co$  = concentração inicial do indicador no compartimento que não é dependente do tempo;  $\lambda_1$  ou  $K_1$  = taxa de mistura das partículas grandes recentemente ingeridas com as partículas grandes existentes no reservatório de ruminação e  $\lambda_2$  ou  $K_2$  = taxa na qual a digesta deixa o reservatório de partículas grandes e passa a constituir o reservatório de partículas pequenas. Este modelo de Ellis et al. (1979) não tem sido muito utilizado na interpretação de curvas de excreção de indicadores, por duas razões principais: 1) pelo difícil ajustamento destas curvas ao modelo matemático proposto e 2) por estimar valores excessivamente altos para  $K_1$  (taxa constante lenta).

Mais recentemente, Faichney & Boston (1983), similarmemente à Grovum & Williams (1977), compararam valores de taxas constantes obtidos através de modelos matemáticos (dois compartimentos + tempo de retardamento) ou estimativa direta (técnica de abate dos animais). Estes autores observaram que a menor taxa constante ( $K_1$ ) nem sempre aplicava-se à passagem pelo rúmen, como foi observado por Grovum & Williams (1973, 1977), e se assim considerado, poderia induzir a erros quando as análises das curvas de excreção fossem feitas baseadas em modelos

com dois compartimentos + tempo de retardamento. Faichney & Boston (1983) também sugeriram que a localização das taxas constantes  $K_1$  e  $K_2$  aos seus corretos compartimentos poderia ser feita pela amostragem simultânea do rúmen e fezes (necessidade de cânula ruminal) ou usando simultaneamente indicadores líquidos e sólidos (sem necessidade da cânula ruminal). Estes pesquisadores também sugeriram que um melhor ajustamento das curvas de excreção fecal poderia ser alcançado, usando um modelo matemático constituído de três compartimentos + três tempos de retardamento, como se segue:



onde, R, A e C = compartimentos de mistura no rúmen, abomaso e ceco/cólon proximal, respectivamente;  $K_1$ ,  $K_2$  e  $K_3$  = respectivas taxas de fluxo fracional;  $\delta_1$ ,  $\delta_2$  e  $\delta_3$  = tempo que o digesta permanece no omaso, no intestino delgado e no intestino grosso, respectivamente, e F = compartimento fecal.

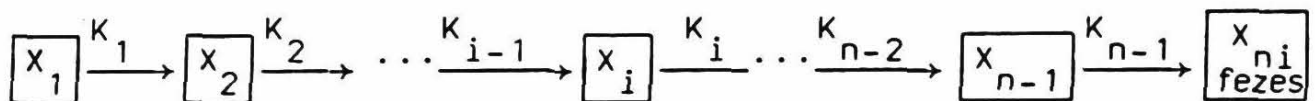
A solução matemática para este modelo foi dada por France et al. (1985) como sendo:

$$\frac{dX_4}{dt} = 0, \quad 0 < t < \delta_1 + \delta_2 + \delta_3,$$

$$\frac{dX_4}{dt} = K_1 K_2 K_3 \left[ \frac{e^{-K_1(t-\delta_1-\delta_2-\delta_3)}}{(K_2-K_1)(K_3-K_1)} + \frac{e^{-K_2(t-\delta_1-\delta_2-\delta_3)}}{(K_1-K_2)(K_3-K_2)} + \frac{e^{-K_3(t-\delta_1-\delta_2-\delta_3)}}{(K_1-K_3)(K_2-K_3)} \right],$$

$$t \geq \delta_1 + \delta_2 + \delta_3$$

Esta sugestão da existência de mais de dois compartimentos dentro do trato digestivo do animal (Faichney & Boston 1983) foi levada em consideração no modelo proposto por Dhanoa et al. (1985), o qual assume que a digesta flui como um processo exponencial de  $n$  compartimentos, como ilustrado a seguir:



onde,  $X_1, X_2, \dots, X_n$  = quantidades do indicador nos respectivos compartimentos no tempo  $t$  (horas). Quando  $t = 0$ , então  $X_1 = 1$  e  $X_2 = X_3 = \dots X_n = 0$ , desde que todo o indicador encontra-se no primeiro compartimento; à medida que  $t \rightarrow \infty$ , então  $X_1, X_2, \dots, X_{n-1} \rightarrow 0$  e  $X_n \rightarrow 1$ ;  $K_1, K_2, \dots, K_{n-1} (h^{-1})$  são as respectivas taxas constantes.

A solução matemática deste modelo é dada pela equação:

$$Y = A e^{-K_1 t} \exp(-B e^{-K_2 t})$$

onde,  $Y$  = fluxo fecal do indicador;  $t$  = tempo de amostragem e  $A, B, K_1$  e  $K_2$  = parâmetros. Para resolver esta equação, assume-se que: 1)  $K_1 < K_2 < \dots < K_{n-1}$ ; 2)  $K_i = K_2 + (K_2 - K_1)(i-2)$  e 3)  $B = n-2$ .

De acordo com os autores, este modelo satisfaz o requerimento de prover duas constantes do trato digestivo,  $K_1$  e  $K_2$ , os quais, muito provavelmente, estão relacionados a eventos ocorrendo no rúmen e ceco/cólon proximal, respectivamente. Observa-se que este modelo tem sido superior aos outros modelos já discutidos (Blaxter et al. 1956, Grovum & Williams 1973, Ellis et al. 1979), pelo fato de ajustar-se à maioria das curvas de excreção fecal do indicador (Aitchison et al. 1986a, Gasa et al. 1987, Gutierrez 1986).

O sucesso em estimar a taxa de fluxo ruminal, baseada nas curvas de excreção fecal do indicador, depende inteiramente do comportamento deste indicador através do trato intestinal. Considerando-se que, até o momento, não se conhece nenhum indicador ideal (Faichney 1975, Úden et al. 1980), o uso de um método alternativo, que exclua a necessidade do uso do indicador, pode ser utilizado (Minson 1966, Pienaar et al. 1983). Este método fornece uma medida direta da taxa constante lenta ( $K_1$ ) que ocorre no rúmen e é baseado na massa total do rúmen e no consumo voluntário, quando o rúmen alcança um estado de equilíbrio, através de uma alimentação freqüente (Minson 1966). O TRM e taxa constante do fluxo ( $K_1$ ) são estimados como:

$$\text{TRM (h)} = \frac{\text{peso do componente no rúmen}}{\text{peso do componente dado a cada hora}}$$

$$K_1 = 1/\text{TRM}$$

A necessidade de uma alimentação freqüente talvez não seja uma condição necessária para uma medida confiável do TRM, pelo menos no caso de forragens mais grosseiras (Ruiz & Thiago 1988).

Em resumo, esta seção listou um número de modelos matemáticos, capazes de permitir estimativas do tempo de retenção médio dos resíduos alimentares no rúmen e intestinos. Estimativas indiretas do TRM, baseadas no decréscimo da concentração do indicador, quando associado à fração sólida do digesta, não são precisas, devido à dificuldade em obter-se uma mostra representativa do digesta ruminal. A técnica da excreção fecal do indicador supera o problema de representatividade da amostra, mas não aqueles associados com o indicador. Uma medida direta do TRM baseado no esvaziamento total do rúmen, em condições de equilíbrio atingidas pela alimentação freqüente, pode ser obtida. Entretanto, a necessidade de



largas cânulas ruminiais associadas ao fatigante processo de esvaziar o rúmen talvez restrinjam o uso desta técnica como rotina.

#### 4 CONCLUSÕES

A presente revisão de literatura procurou discutir o complexo processo que resulta da interação entre animal, microorganismos, propriedades químicas e físicas das plantas e produtos finais da digestão; os quais, estão todos envolvidos no controle do consumo voluntário. Apesar desta complexidade, muitos conceitos novos sobre a nutrição de ruminantes foram produzidos através dos anos mas, isoladamente, eles têm sido incapazes de explicar inteiramente diferenças no consumo voluntário e sua associação com a digestibilidade.

Mais especificamente, o consumo voluntário é influenciado pelas taxas de degradação do alimento no rúmen (digestão) e de sua remoção física do rúmen (passagem), que, por sua vez, irão refletir no TRM do alimento. Isto mostra a necessidade de métodos eficazes para se estimar o TRM dos alimentos no trato digestivo do animal. A existência de tais métodos será um fator decisivo para uma melhor compreensão dos mecanismos que controlam o consumo voluntário.

## 5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AITCHISON, E.M.; GILL, M.; DHANOA, M.S. & OSBOURN, D.F. The effect of digestibility of forage species on the removal of digesta from the rumen and the voluntary intake of hay by sheep. Brit.J.Nutr., 56:463-76, 1986a.
- AITCHISON, E.M.; GILL, M. & OSBOURN, D.F. The effect of supplementation with maize starch and level of intake of perennial ryegrass (*Lolium perenne* cv. Endura) hay on the removal of digesta from the rumen of sheep. Brit.J.Nutr., 56:477-86, 1986b.
- AKIN, D.E. Microscopic evaluation of forage digestion by rumen microorganisms - A review. J.Anim.Sci., 48: 701-10, 1979.
- AKIN, D.E. & AMOS, H.E. Rumen bacterial degradation of forage cell walls investigated by electron microscopy. Appl.Microbiol., 29:692-701, 1975.
- AKIN, D.E. ; BURDICK, D. & MICHAELS, G.E. Rumen bacterial interrelationships with plant tissue during degradation revealed by transmission electron microscopy. Appl.Microbiol., 27:1149-56, 1974.
- ASH, R.W. & KAY, R.N.B. Stimulation and inhibition of reticulum contractions, rumination and parotid secretion from forestomach of conscious sheep. J.Physiol., 149:43-57, 1959.
- BAILEY, R.W. Structural carbohydrates. In: BUTTER, G.W. & BAILEY, R.W., ed. Chemistry and biochemistry of herbage. London, Academic Press, 1973, v.1.p.157-211.
- BALCH, C.C. Factors affecting the utilization of food by dairy cows. 1. The rate of passage of food through the digestive tract. Brit.J.Nutr., 4:361-88, 1960.

- BALCH, C.C. Proposal to use time spent chewing as an index of the extent to which diets for ruminants possess the physical property of fibrousness characteristic of roughages. Brit.J.Nutr., 26:383-92, 1971.
- BALCH, C.C.; KELLY, A. & HEIM, G. Factors affecting the utilization of food by dairy cows. 4. The action of the reticulo - omasal orifice. Brit.J.Nutr., 5: 207-16, 1951.
- BAUMGARDT, B.R. Control of feed intake in the regulation of energy balance. In: PHILLIPSON, A.T., ed. Physiology of digestion and metabolism in the ruminant. Newcastle, Oriel Press, 1970. p.235-53.
- BERGEN, W.G. Rumen osmolality as a factor in feed intake control of sheep. J.Anim.Sci., 34:1054-60, 1972.
- BHATTACHARYA, A.N. & WARNER, R.G. Effect of propionate and citrate on depressed feed intake after intraruminal infusions of acetate in dairy cattle. J.Dairy Sci., 51:1091-4, 1968.
- BLAXTER, K.L.; GRAHAM, McC. & WAINMAN, F.W. Some observations on the digestibility of food by sheep, and on related problems. Brit.J.Nutr., 10:69-91, 1956.
- BOST, J. Omasal physiology. In: PHILLIPSON, A.T., ed. Physiology of digestion and metabolism in the ruminant. Newscatle, Oriel Press, 1970. p.52-65.
- BRANDT, C.S. & THACKER, E.J. A concept of rate of food passage through the gastro-intestinal tract. J.Anim.Sci., 17:218-23, 1958.
- BRAZLE, F.K. & HARBENS, L.H. Digestion of alfalfa hay observed by scanning electron microscopy. J.Anim.Sci., 46:506-12, 1977.

- BUCHANAN-SMITH, J.G. & PHILLIP, L.E. Food intake in sheep following intraruminal infusion of extracts from lucerne silage with particular reference to organic acids and products of protein degradation. J.Agric.Sci., 106:611-7, 1986.
- BURROUGHS, W.; GERLAUGH, P.; EDGINGTON, B.H. & BETHKE, R.M. The influence of corn starch upon roughage digestion in cattle. J.Anim.Sci., 8:271-8, 1949.
- CAMPLING, R.C. The effect of concentrates on the rate of disappearance of digesta from the alimentary tract of cows given hay. J.Dairy Res., 33:13-23, 1966a.
- CAMPLING, R.C. The intake of hay and silage by cows. J.Brit.Grassl.Soc., 21:41-8, 1966b.
- CAMPLING, R.C. & FREER, M. The effect of specific gravity and size on the mean time of retention of inert particles in the alimentary tract of the cow. Brit.J.Nutr., 16:507-18, 1962.
- CAMPLING, R.C. & FREER, M. Factors affecting the voluntary intake of food by cows. 8. Experiments with ground, pelleted roughages. Brit.J.Nutr., 20:229-44, 1966.
- CAMPLING, R.C. & MURDOCH, J.C. The effect of concentrates on the voluntary intake of roughages by cows. J.Dairy Res., 33:1-11, 1966.
- CASTLE, E.J. The rate of passage of foodstuffs through the alimentary tract of the goat. 1. Studies on adult animals fed on hay and concentrates. Brit.J.Nutr., 10:15-23, 1956.
- CHEMOST, M. Fibrousness of forages. Its determination and its relation to feeding value. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 10., Helsink, 1966. Proceedings. p.406-11.

- CHESSON, A. A holistic approach to plant cell wall structure and degradation. In: WALLACE, G. & BELL, L., ed. Fibre in human and animal nutrition. Wellington, Royal Society of New Zealand, 1982. p.85-90. (Bulletin, 20).
- CHESSON, A.; GORDON, A.H. & LOMAX, J.A. Methylation analysis of mesophyll, epidermis, and fibre cell-walls isolated from the leaves of perennial and italian ryegrass. Carb.Res., 141:137-47, 1985.
- CLANCY, M.; WANGSNESS, P.J. & BAUMGARDT, B.R. Effect of silage extract on voluntary intake, rumen fluid constituents and rumen motility. J.Dairy Sci., 60: 580-90, 1977.
- COMBS, D.K.; KELLAWAY, R.C. & SATTER, L.D. Distribution of La, Yb, Co-EDTA and chromium mordanted fiber in rumen contents of dairy cows. J.Anim.Sci., 57(1):423, 1983. Suplemento.
- COOMBE, J.B. & KAY, R.N.B. Passage of digesta through the intestines of the sheep. Retention times in the small and large intestines. Brit.J.Nutr., 19:325-38, 1965.
- CRAMPTON, E.W. Interrelations between digestible nutrient and energy content, voluntary dry matter intake, and the overall feeding value of forages. J.Anim.Sci., 16:546-52, 1957.
- DEHORITY, B.A. & JOHNSON, R.R. Effect of particle size upon the in vitro cellulose digestibility of forage by rumen bacteria. J.Dairy Sci., 44:2242-9, 1961.
- DEINUM, B. Effect of age, leaf number and temperature on cell wall and digestibility of maize. In: CARBOHYDRATE research in plants and animals. Wageningen, Landbouwhogeschool, 1976. p.29-41. (Miscellaneous Papers, 12).
- DEINUM, B. & DIRVEN, J.G.P. Climate, nitrogen and grass. 6. Comparison of yield and chemical composition of some temperate and tropical grass species grown at different temperatures. Neth.J.Agric.Sci., 23:69-82, 1975.

- DEINUM, B.; ES, A.J.H.Van & SOEST, P.J.Van. Climate, nitrogen and grass. II. The influence of light intensity, temperature and nitrogen on in vivo digestibility of grass and the prediction of these effects from some chemical procedures. Neth.J.Agric.Sci., 16:217-23, 1968.
- DEMARQUILLY, C. Chemical composition, fermentation characteristics, digestibility and voluntary intake of forage silages: changes compared to the initial green forage. Ann.Zootech., 22:1-35, 1973.
- DEMMET, M.W. & SOEST, P.J.Van. Body size, digestive capacity and feeding strategies of herbivores. Petit Jean Mountain, Winrock International Livestock Research and Training Center, 1984. 75p.
- desBORDES, C.K. & WELCH, J.G. Influence of specific gravity on rumination and passage of digestible particles. J.Anim.Sci., 59:470-5, 1984.
- DHANOA, M.S.; SIDDONS, R.C.; FRANCE, J. & GALE, D.L. A multicompartimental model to describe marker excretion patterns in ruminant faeces. Brit.J.Nutr., 53:663-71, 1985.
- DOWNES, A.M. & McDONALD, I.W. The chromium-51 complex of ethylenediamine tetraacetic acid as a soluble rumen marker. Brit.J.Nutr., 18:153-62, 1964.
- DULPHY, J.P.; REMOND, B. & THERIEZ, M. Ingestive behaviour and related activities in ruminants. In: RUCKEBUSCH, R. & Thivend, P., ed. Digestive physiology and metabolism in ruminants. Westport, AVI, 1980. p.103-22.
- ELLIS, W.C. Dysprosium as an indigestible marker and its determination by radioactivation analysis. J.Agric.Food Chem., 16:220-4, 1968.
- ELLIS, W.C. & HUSTON, J.E. Caution concerning the stained particle technique for determining gastrointestinal retention time of dietary residues. J.Dairy Sci., 50:1996-9, 1967.



- ELLIS, W.C.; MATIS, J.H. & LASCANO, C. Quantitating ruminal turnover. Fed.Proc., 38:2702-6, 1979.
- EVANS, E.W.; PEARCE, G.R.; BURNETT, J. & PILLINGER, S.L. Changes in some physical characteristics of the digesta in the reticulo-rumen of cows fed once daily. Brit.J.Nutr., 29:357-76, 1973.
- EVANS, P.S. A study of leaf strength in four ryegrass varieties. N. Zealand J.Agric.Res., 7:508-13, 1964.
- EL-SHAZLY, K.; DEHORITY, B.A. & JOHNSON, R.A. Effect of starch on the digestion of cellulose in vitro and in vivo by rumen microorganisms. J.Anim.Sci., 20:268-73, 1961.
- FAHN, A. In: PLANT anatomy. 2.ed. Oxford, Pergamon Press, 1974.
- FAICHNEY, G.J. The use of markers to partition digestion within the gastro-intestinal tract of ruminants. In: McDONALD, I.W. & WARNER, A.C.I. Digestion and metabolism in the ruminant. Armidale, the University of New England Publishing Unit, 1975. p.277-91.
- FAICHNEY, G.P. & BOSTON, R.C. Interpretation of the faecal excretion patterns of solute and particulate markers introduced into the rumen of sheep. J.Agric.Sci., 101:575-81, 1983.
- FRANCE, J.; THORNLEY, J.H.M.; DHANOA, M.S. & SIDDON, R.C. On the mathematics of digesta flow kinetics. J.Theor.Biol., 113:743-58, 1985.
- FRANKLIN, K.K.; WINCH, J.E. & McCLEOD, G.K. The effect of concentrate on the digestion of Bromegrass constituents. Canad.J.Anim.Sci., 61:935-44, 1981.
- FREER, M. & CAMPLING, R.C. Factors affecting the voluntary intake of food by cows. 7. The behaviour and reticular motility of cows given diets of hay, dried grass, concentrates and ground, pelleted hay. Brit.J.Nutr., 19:195-207, 1965.

- FREER, M.; CAMPLING, R.C. & BALCH, C.C. Factors affecting the voluntary intake of food by cows receiving diets of hay, oat straw and oat straw with urea. Brit.J.Nutr., 16:279-95, 1962.
- GASA, J.; HOLTENIUS, K.J.; SUTTON, J.D. & NAPPER, D.J. The effect of type of silage and level of concentrates on digesta volume and rate of passage in lactating cows. In: SILAGE CONFERENCE, 8., Hurley, 1987. p.61-2.
- GILL, M.; THIAGO, L.R.L.S. & BUCHANAN-SMITH, J.G. Intake problems associated with ensiled forages. In: FEED intake by beef cattle; symposium proceedings. Oklahoma, Oklahoma State University, 1987. p.341-52.
- GORDON, A.H.; LOMAX, J.A.; DALGARNO, K. & CHESSON, A. Preparation and composition of mesophyll, epidermis and fibre cell walls from leaves of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) and italian ryegrass (*Lolium multiflorum*). J.Sci.Food Agric., 36:509-19, 1985.
- GROVUM, W.L. The control of motility of the ruminoreticulum. In: WILLIGAN, L.P.; GROVUM, W.L. & DOBSON, A., ed. Control of digestion and metabolism in ruminants. Reston, Reston Publishing, 1986. p.498-515.
- GROVUM, W.L. & WILLIAMS, V.J. Rate of passage of digesta in sheep. 4. Passage of marker through the alimentary tract and the biological relevance of rate-constants derived from the changes in concentration of marker in faeces. Brit.J.Nutr., 30:313-29, 1973.
- GROVUM, W.L. & WILLIAMS, V.J. Rate of passage of digesta in sheep. 6. The effect of level of food intake on mathematical predictions of the kinetics of digesta in the reticulorumen and intestines. Brit.J.Nutr., 38: 425-36, 1977.
- GUTIERREZ, H.M.F. Forage as supplements for molasses based diets in cattle. s.l., University of Reading, 1986. Tese Doutorado.

- HANNA, W.E.; MONSON, W.G. & BORTON, G.W. Histological examination of fresh forage leaves after in vitro digestion. Crop.Sci., 13:98-102, 1973.
- HARDISON, W.A. Evaluating the nutritive quality of forage on the basis of energy. A Review. J.Dairy Sci., 42: 489-500, 1959.
- HARRIS, C.E. & RAYMOND, W.F. The effect of ensiling on crop digestibility. J.Brit.Grassl.Soc., 18:204-12, 1963.
- HARTLEY, R.D. Non-carbohydrate constituents and properties of the plant cell wall in relation to its digestion. In: WALLACE, G. & BELL, L., ed. Fibre in human and animal nutrition. Wellington, Royal Society of New Zealand, 1982. p.81-4 (Bulletin, 20).
- HOBSON, P.N. Reviews of the progress of dairy science. Part 2. Rumen microbiology. J.Dairy Res., 30:288-313, 1963.
- HOGAN, J.P. & WESTON, R.H. The digestion of pasture plants by sheep. III. The digestion of forage oats varying in maturity and in the content of protein and soluble carbohydrate. Aust.J.Agric.Res., 20:347-63, 1969.
- HOOPER, A.P. & WELCH, J.G. Effects of particle size and forage composition on functional specific gravity. J.Dairy Sci., 68:1181-8, 1985a.
- HOOPER, A.P. & WELCH, J.G. Funcional specific gravity of ground hay samples in ionic solutions. J.Dairy Sci., 68:848-56, 1985b.
- HOOVER, W.H. Chemical factors involved in ruminal fiber digestion. J.Dairy Sci., 69:2755-66, 1986.
- HUFFMAN, C.F. High-level grain feeding for dairy cows. J.Dairy Sci., 44:2113-22, 1961.
- HUNGATE, R.E. The rumen and its microbes. New York, Academic Press, 1966. 533p.

- JOHNS, A.T.; MANGAN, J.L. & REID, C.S.W. Animal factors in the actiology of bloat. Proc.N.Z.Soc.Anim.Prod., 18:21-31, 1958.
- JOHNSTON, M.J. & WAITE, R. Studies in the lignification of grasses. I. Perennial rye-grass (S24) and cocksfoot (S37). J.Agric.Sci., 64:211-9, 1965.
- JONES, G.M.; LARSEN, R.E. & LANNING, N.M. Prediction of silage digestibility and intake by chemical analyses or in vitro fermentation techniques. J.Dairy Sci., 63:579-86, 1980.
- KAMSTRA, L.D.; MOXON, A.L. & BENTLEY, O.G. The effect of stage of maturity and lignification on the digestion of cellulose in forage plants by rumen microorganisms in vitro. J.Anim.Sci., 17:199-208, 1958.
- KANE, E.A.; JACOBSON, W.C. & DAMEWOOD, P.M. Effect of corn starch on digestibility of alfafa hay. J. Dairy Sci., 42:849-55, 1959.
- KENNEDY, P.M. Effect of rumination on reduction of particle size of rumen digesta by cattle. Aust.J.Agric.Res., 36:819-28, 1985.
- KING, K.W. & MOORE, W.E.C. Density and size as factors affecting passage rate of ingesta in the bovine and human digestive tracts. J.Dairy Sci., 40:528-36, 1957.
- KOTB, A.R. & LUCKEY, T.D. Markers in nutrition. Nutr.Abstr.R., 42:813-45, 1972.
- LAREDO, M.A. The voluntary intake by sheep given separated leaf and stem fractions of tropical grasses. Brisbane, University of Queensland, 1974. Tese Doutorado.
- LAREDO, M.A. & MINSON, D.J. The effect of pelleting on the voluntary intake and digestibility of leaf and stem fractions of three grasses. Brit.J.Nutr., 33: 159-70, 1975.

- LAREDO, M.A. & MINSON, D.J. The voluntary intake, digestibility, and retention time by sheep of leaf and stem fractions of five grasses. Aust.J.Agric.Res., 24:875-88, 1973.
- LATHAM, M.J.; BROOKER, B.E; PETTIPHER, G.L. & HARRIS, P.J. Ruminococcus flavefaciens cell coat and adhesion to cotton cellulose and to cell walls in leaves of perennial ryegrass (*Lolium perenne*). Appl.Environ. Microbiol., 35:156-65, 1978.
- LEIBHOLZ, J. Roughage intake comparisons between calves and adult cattle. Canad.J.Anim.Sci., 64:154-5, 1984. Suplemento.
- LENKEIT 1930, 1932 - Citado por Castle 1956.
- McBRIDE, B.W.; MILLIGAN, L.P. & TURNER, B.U. Endoscopic observations of digesta transfer from the reticulo-rumen to omasum of cattle. Canad.J.Anim.Sci., 64:84-5, 1984. Suplemento.
- MCDONALD, P. & EDWARDS, R.A. The influence of conservation methods on digestion and utilization of forages by ruminants. Proc.Nutr.Soc., 35:201-11, 1976.
- MCLEAY, L.M.; KOKICH, D.C.; HOCKEY, H.U. & TRIGG, T.E. Motility of the reticulum and rumen of sheep given juice-extracted pasture. Brit.J.Nutr., 47:79-85, 1982.
- MERTENS, D.R. Application of theoretical mathematical models to cell wall digestion and forage intake in ruminants. s.l., Cornell University, 1973. Tese Doutorado.
- MERTENS, D.R. Dietary fiber components: relationship to the rate and extent of ruminal digestion. Fed.Proc., 36:187-92, 1977.
- MERTENS, D.R. & ELY, L.O. A dynamic model of fiber digestion and passage in the ruminant for evaluating forage quality. J.Anim.Sci., 49:1085-95, 1979.

- MERTENS, D.R.; STRAWN, T.L. & CARDOZA, R.S. Modelling ruminal particle size reduction and its relationship to particle size description. In: KENNEDY, P.M. ed. Techniques and quantitative analysis of feed and digesta particle size in ruminants. Edmonton, Canadian Society of Animal Science, 1984. p.134-41.
- MILFORD, R. & MINSON, D.J. Intake of tropical pasture species. In: CONGRESSO INTERNACIONAL DE PASTAGENS, 9. São Paulo, 1965. Anais... São Paulo, Departamento da Produção Animal da Secretaria de Agricultura, 1966. p.815-22.
- MILLER, W.J. & O'DELL, G.D. Nutritional problems of using maximum concentrates in dairy rations. J.Dairy Sci., 52:1144-54, 1969.
- MINSON, D.J. The apparent retention of food in the reticulo-rumen at two levels of feeding by means of an hourly feeding technique. Brit.J.Nutr., 20:765-73, 1966.
- MINSON, D.J. The effect of pelleting and wafering on the feeding value of roughage - A Review. J.Brit.Grassl.Soc., 18:39-44, 1963.
- MINSON, D.J. Effects of chemical and physical composition of herbage eaten upon intake. In: HACKER, J.B., ed. Nutritional limits to animal production from pasture. Farnham Royal, CAB, 1982. p.167-82.
- MINSON, D.J. & McLEOD, M.N. The digestibility of temperate and tropical grasses. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 11., Surfers Paradise, 1970. Proceedings... Queensland, University of Queensland Press, 1970. p.719-22.
- MOIR, K.W. The effect of different extraction procedures on the recovery of cell walls in forages and faeces from cattle and sheep. J.Agric.Sci., 78:351-3, 1972.
- MOIR, K.W. In vivo and in vitro digestible fractions in forages. J.Sci.Food Agric., 22:338-41, 1971.



- MOORE, J.E. & MOTT, G.O. Structural inhibitors of quality in tropical grasses. In: MATCHES, A.G., ed. Anti-quality components of forages. Wisconsin, Crop Science Society of America, 1973. p.53-98.
- MORRISON, J.M. Carbohydrate chemistry and rumen digestion. Proc.Nutr.Soc., 38:269-74, 1979.
- MOSELEY, G. The role of physical breakdown in controlling the nutritive quality of forages. WELSH PLANT BREEDING STATION; Annual Report, 1981. p.167-82.
- MOSELEY, G. & JONES, J.R. The physical digestion of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) and white clover (*Trifolium repens*) in the foregut of sheep. Brit.J.Nutr., 52:381-90, 1984.
- MOULD, F.L. & ØRSKOV, E.R. Manipulation of rumen fluid pH and its influence on cellulosis in sacco, dry matter degradation and the rumen microflora of sheep offered either hay or concentrate. Anim.Feed Sci.Technol., 10:1-14, 1984.
- MURDOCH, J.C. & ROOK, J.A.D. A comparison of hay and silage for milk production. J.Dairy Res., 30:391-7, 1963.
- OSBOURN, D.F.; TERRY, R.A. & CAMMELL, S.B. Relationships between the physical and chemical characteristics of feeds and their voluntary consumption by ruminants. THE GRASSLAND RESEARCH INSTITUTE; Annual report, 1972. p.87-8.
- OSBOURN, D.F.; TERRY, R.A.; OUTEN, G.E. & CAMMELL, S.B. The significance of a determination of cell walls as the rational basis for the nutritive evaluation of forages. In: INTERNACIONAL GRASSLAND CONGRESS, 12., Moscow, 1974. Proceedings... p.374-80.
- PALOHEIMO, L. & MAKELA, A. The rate of passage of food in the digestive tract of ruminants. Maataloustieteellinen Aikakauskirje, 24:165-9, 1952.

- PEARCE, G.R. & MOIR, R.J. Rumination in sheep. I. The influence of rumination and grinding upon the passage and digestion of food. Aust.J.Agric.Res., 15:635-44, 1964.
- PENNING, P.D. & JOHNSON, R.H. The use for internal markers to estimate herbage digestibility and intake. 1. Potentially indigestible cellulose and acid insoluble ash. J.Agric.Sci., 100:127-31, 1983a.
- PENNING, P.D. & JOHNSON, R.H. The use for internal markers to estimate herbage digestibility and intake. 2. Indigestible acid detergent fibre. J.Agric.Sci., 100:133-8, 1983b.
- PHILLIPS, G.D. & DYCK, G.W. The flow of digesta into the duodenum of sheep. Canad.J.Anim.Sci., 44:220-7, 1964.
- PIENAAR, J.P.; ROUX, C.Z. & VAN ZYL, A.B. A comparison of methods used to estimate a rate constant for outflow from the rumen. South Afr.J.Anim.Sci., 13:136-8, 1983.
- PIGDEN, W.J. The relation of lignin, cellulose, protein starch and other extract to the "curing" of range grasses. Canad.J.Agric.Sci., 33:364-78, 1953.
- PIGDEN, W.J. & BERNDER, F. Utilization of ligno-cellulose by ruminants. World Anim.R., 4:7-10, 1972.
- POND, K.R.; ELLIS, W.C. & AKIN, D.E. Ingestive mastication and fragmentation of forages. J.Anim.Sci., 58:1567-74, 1984.
- POND, K.R.; ELLIS, W.C.; LASCANO, C.E. & AKIN, D.E. Fragmentation and flow of grazed coastal bermudagrass through the digestive tract of cattle. J.Anim.Sci., 65:609-18, 1987.
- POPPI, D.P.; MINSON, D.J. & TERNOUTH, J.H. Studies of cattle and sheep eating leaf and stem fractions of grasses. I. The voluntary intake, digestibility and retention time in the reticulo-rumen. Aust.J.Agric.Res., 32:99-108, 1981a.

- POPPI, D.P.; MINSON, D.J. & TERNOUTH, J.H. Studies of cattle and sheep eating leaf and stem fractions of grasses. II. Factors controlling the retention of feed in the reticulo-rumen. Aust.J.Agric.Res., 32:109-21, 1981b.
- POPPI, D.P.; MINSON, D.J. & TERNOUTH, J.H. Studies of cattle and sheep eating leaf and stem fractions of grasses. III. The retention time in the rumen of large feed particles. Aust.J.Agric.Res., 32:123-37, 1981c.
- POPPI, D.P.; NORTON, B.W.; MINSON, D.J. & HENDRICKSN, R.E. The validity of the critical size theory for particles leaving the rumen. J.Agric.Sci., 94:275-80, 1980.
- PRINS, R.A. Microbiological aspects of plant cell wall digestion in the rumen and cecum: some recent developments. In: CARBOHIDRATE research in plants and animals. Wageningen, Landbouwhogeschool, 1976. p.115-28. (Miscellaneous Papers, 12).
- RAY, P.M. The living plant. Holt, Rinehart and Winston, 1963.
- REID, C.S.W. Diet and the motility of the forestomachs of the sheep. Proc.N.Z.Soc.Anim.Prod., 23:169-88, 1963.
- REID, C.S.W. The progress of solid feed residues through the ruminoreticulum: The ins and outs of particles. In: BAKER, S.K.; GAWTHORNE, J.M.; MACKINTOSH, J.B. & PURSER, D.B., ed. Ruminants physiology; concepts and consequences. s.l., University of Western Australia, 1984. p.79-84.
- REID, J.T.; WOOLFOLK, P.G.; RICHARDS, C.R.; KAUFMANN, R.W.; LOOSLI, J.K.; TURK, K.L.; MILLER, J.I. & BLASER, R.E. A new indicator method for the determination of digestibility and consumption of forages by ruminants. J.Dairy Sci., 33:60-71, 1950.

- RICHARDS, G.N. Search for factors other than "lignin-shielding" in protection of cell wall polysaccharides from digestion in the rumen. In: CARBOHYDRATE Research in plants and animals. Wageningen, Landbouwhogeschool, 1976. p.129-35. (Miscellaneous Papers, 12).
- ROBLES, A.Y.; BELYEA, R.L.; MARTZ, F.A.; WEISS M.F. & MAUS, R.W. Intake, digestibility, ruminal characteristics and rate of passage of orchardgrass diets fed to sheep. J.Anim.Sci., 53:489-93, 1981.
- RUIZ, M.E. & THIAGO, L.R.L.S. Methodological aspects in ruminal digestion studies. I. Effect of feeding frequency. Pesq.Agropec.Bras., 23:797-804, 1988.
- SCHENK, J.S. & ELLIOTT, F.C. Plant compositional changes resulting from two cycles of directional selection for nutritive value in alfalfa. Crop.Sci., 11:521-4, 1971.
- SLYTER, L.L. Influence of acidosis on rumen function. J.Anim.Sci., 43:910-29, 1976.
- SOEST, P.J. Van. Development of a comprehensive system of feed analyses and its application to forages. J.Anim.Sci., 26:119-28, 1967.
- SOEST, P.J. Van. The estimation of digestibility from chemical composition. In: CARBOHYDRATE research in plants and animals. Wageningen, Landbouwhogeschool, 1976. p.137-45. (Miscellaneous Papers, 12).
- SOEST, P.J. Van. Nutritional ecology of the ruminant. Corvalir, O & B Books, 1982. 374p.
- SOEST, P.J. Van. Physio-chemical aspects of fiber digestion. In: McDONALD, I.W. & WARNER, A.C.I., ed. Digestion and metabolism in the ruminant. Armidale, University of New England Press, 1975. p.351-65.
- SOEST, P.J. Van & McQUEEN, R.W. The chemistry and estimation of fibre. Proc.Nutr.Soc., 32:123-30, 1973.

- SOEST, P.J. Van & MOORE, L.A. New chemical methods for analysis of forages for the purpose of predicting nutritive value. In: CONGRESSO INTERNACIONAL DE PASTAGENS, 9., São Paulo, 1965. Anais... São Paulo, Departamento da Produção Animal da Secretaria de Agricultura, 1966. p.783-9.
- SOEST, P.J. Van & WINE, R.H. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. IV. Determination of plant cell-wall constituents. J.Assoc.Off.Analyt.Chem., 50: 50-5, 1967.
- SULLIVAN, J.T. Drying and storing herbage as hay. In: BUTTER, G.W. & BAILEY, R.W. ed. Chemistry and biochemistry of herbage. London, Academic Press, 1973. v.3. p.1-31.
- SULLIVAN, J.T. Studies of the hemicelluloses of forage plants. J.Anim.Sci., 25:83-6, 1966.
- SUTHERLAND, T.M. Particle separation in the forestomachs of sheep. In: DOBSON, A. & DOBSON, H.H. ed. Aspects of digestive physiology in ruminants. Ithaca, Cornell University Press, 1988. p.43-73.
- TERNOUTH, J.H. A factor limiting the ruminant's voluntary consumption of silage. J.Aust.Agric.Res., 33:263-4, 1967.
- THIAGO, L.R.L. de S. Fatores que controlam o consumo voluntário de forragens: físico ou fisiológico. Campo Grande, EMBRAPA-CNPGC. (Documento. Prelo.)
- THIAGO, L.R.L. de S. Factors affecting intake and utilization of low quality forages by ruminants. Camden, Sydney University, 1979. 212p. Tese Mestrado.
- THOMAS, C.; GILL, M. & AUSTIN, A.R. The effect of supplements of fishmeal and lactic acid on voluntary intake of silage by calves. Grass For.Sci., 35:275-9, 1980.

- THOMAS, J.W.; MOORE, L.A.; OKAMOTO, M. & SYKES, J.F. A study of factors affecting rate of intake of heifers fed silage. J.Dairy Sci., 44:1471-83, 1961.
- THORNTON, R.F. & MINSON, D.J. The relationship between apparent retention time in the rumen, voluntary intake, and apparent digestibility of legume and grass diets in sheep. Aust.J.Agric.Res., 24:889-98, 1973.
- THORNTON, R.F. & MINSON, D.J. The relationship between voluntary intake and mean apparent retention time in the rumen. Aust.J.Agric.Res., 23:871-7, 1972.
- TROELSEN, J.E. & BIGSBY, F.W. Artificial mastication - A new approach for predicting voluntary forage consumption by ruminants. J.Anim.Sci., 23:1139-42, 1964.
- TROELSEN, J.E. & CAMPBELL, J.B. Voluntary consumption of forage by sheep and its relation to the size shape of particles in the digestive tract. Anim.Prod., 10: 289-96, 1968.
- ÚDEN, P. Digestibility and digesta retention in dairy cows receiving hay or silage at varying concentrate levels. Anim.Feed.Sci.Technol., 11:279-91, 1984.
- ÚDEN, P.; COLUCCI, P.E. & SOEST, P.J. Van. Investigation of chromium, cerium and cobalt as markers in digesta. Rate of passage studies. J.Sci.Food.Agric., 31:625-32, 1980.
- ÚDEN, P. & SOEST, P.J. Van. The determination of digesta particle size in some herbivores. Anim.Feed.Sci.Technol., 7:35-44, 1982.
- ULYATT, M.J. Plant fibre and regulation of digestion in the ruminant. In: WALLACE, G. & BELL, L., ed. Fibre in human and animal nutrition. Wellington, Royal Society of New Zealand, 1982. p.103-7. (Bulletin, 20).



- ULYATT, M.J. The use of polyethylene glycol as a marker measuring rumen water volume and the rate of flow of water from the rumen of grazing sheep. N.Z.J.Agric.Res., 7:713-22, 1964.
- ULYATT, M.J.; BALDWIN, R.L. & KOONG, L.J. The basis of nutritive evaluate. A modelling approach. Proc.N.Z.Soc.Anim.Prod., 36:140-9, 1976.
- ULYATT, M.J.; DELLOW, A.J.; JOHN, A.; REID, C.S.W. & WAGHORN, G.C. Contribution of chewing during eating and rumination to the clearance of digesta from the ruminoreticulum. In: MILLIGAN, L.P.; GROVUN, W.L. & DOBSON, A., ed. Control of digestion and metabolism in ruminants. Reston, Reston Publishing, 1986. p.498-515.
- ULYATT, M.J. & REID, C.S.W. Effects of chewing during eating on particle size reduction and subsequent fermentation in sheep. Proc.N.Z.Soc.Anim.Prod., 42: 159, 1982, Resumo.
- VAN DER AAR. Citado por Demment & Soest 1984.
- VINET, C.; BOUCHARD, R. & ST LAURENT, G.J. Effects of stage of maturity of timothy hay and concentrate supplementation on performance of lactating dairy cows. Canad.J.Anim.Sci., 60:511-21, 1980.
- WAGHORN, G.C. & REID, C.S.W. Rumen motility in sheep and cattle as affected by feeds and feeding. Proc.N.Z.Soc.Anim.Prod., 37:176-81, 1977.
- WAGHORN, G.C. & REID, C.S.W. Rumen motility in sheep and cattle given different diets. N.Z.J.Agric.Res., 26: 289-95, 1983.
- WARNER, A.C.I. Rate of passage of digesta through the gut of mammals and birds. Nutr.Abstr.R., 51:789-820, 1981.
- WELCH, J.G. Physical parameters of fiber affecting passage from the rumen. J.Dairy.Sci., 69:2750-4, 1986.
- WELCH, J.G. Rumination, particle size and passage from the rumen. J.Anim.Sci., 54:885-94, 1982.

- WELCH, J.G. & SMITH, A.M. Influence of forage quality on rumination time in sheep. J.Anim.Sci., 28:813-8, 1969.
- WILKINS, R.J.; FENLON, J.S.; COOK, J.E. & WILSON, R.F. A further analysis of relationships between silage composition and voluntary intake by sheep. In: SILAGE CONFERENCE, 5., Ayer, 1978. Proceedings. p.34-5.
- WILKINS, R.J.; HUTCHINSON, K.J.; WILSON, R.F. & HARRIS, C.E. The voluntary intake of silage by sheep. I. Interrelationships between silage composition and intake. J.Agric.Sci., 77:531-7, 1971.
- WILMAN, D.; DALY, M.; KOOCHEKI, A. & LWOGA, A.B. The effect of interval between harvests and nitrogen application on the proportion and digestibility of cell wall, cellulose, hemicellulose and lignin and on the proportion of lignified tissue in leaf cross-section in two perennial ryegrass varietes. J.Agric.Sci., 89:53-63, 1977.
- WYBURN, R.S. A concept of the pattern of rumen motility. In: BAKER, S.K.; GAWTHORNE, J. M.; MACKINTOSH, J.B. & PURSER, D.B., ed. Ruminant physiology; concepts and consequences. s.l. University of Western Australia, 1984. p.57-64.
- WYBURN, R.S. The mixing and propulsion of the stomach contents of ruminants. In: RUCKEBUSCH, R. & THIVEND, P., ed. Digestive physiology and metabolism in ruminants. Westport, AVI, 1980. p.35-51.





**FBB**

**FUNDAÇÃO BANCO DO BRASIL**

**COLABORANDO COM A DIVULGAÇÃO DA PESQUISA AGROPECUÁRIA**

